SHOUT
SHARE
IT

ZEITSCHRIFT
FÜR
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTSTER BAND

MIT 209 FIGUREN IM TEXT UND 28 TAFELN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1912

F328
24

1805

Inhalt des hundertsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 5. März 1912

Seite

Hugo Pflugstaedt, Die Halteren der Dipteren. Mit 5 Figuren im Text und Tafel I—IV 1

Karl Günther, Die Sehorgane der Larve und Imago von Dytiscus marginalis. Mit 36 Figuren im Text 60

C. Richters, Zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei Linckia. Mit 42 Figuren im Text 116

Zweites Heft

Ausgegeben den 19. März 1912

A. Pascher, Braune Flagellaten mit seitlichen Geißeln. Mit 3 Figuren im Text. 177

Th. Spitschakoff, Lysmata seticaudata Risso, als Beispiel eines echten Hermaphroditismus bei den Decapoden. Mit 2 Figuren im Text und Tafel V und VI. 190

Richard Vogel, Über die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel. II. Mit 8 Figuren im Text und Tafel VII und VIII. . . 210

Alexius Zawarzin, Histologische Studien über Insekten. II. Das sensible Nervensystem der Aeschnalarven. Mit 9 Figuren im Text und Tafel IX—XI. 245

Nils Odhner, Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephriden der Lamellibranchien. Mit 40 Figuren im Text. . . . 287

Drittes Heft

Ausgegeben den 14. Mai 1912

Dr. Jan Hirschler, Embryologische Untersuchungen an Aphiden nebst theoretischen Erwägungen über den morphologischen Wert der Dotterelemente (Dotterzellen, Vittellophagen, Dotterepithel, Merocyten, Parablast) im allgemeinen. Mit 7 Figuren im Text und Tafel XII und XIII 393

Alexius Zawarzin, Histologische Studien über Insekten. III. Über das sensible Nervensystem der Larven von Melolontha vulgaris. Mit 1 Figur im Text und Tafel XIV 447

Hans Blunck, Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie der Haftscheiben von Dytiscus marginalis L. Mit 11 Figuren im Text . 459

Hans Blunck, Die Schreckdrüsen des Dytiscus und ihr Secret. I. Teil. Mit 9 Figuren im Text. 493

J. J. Schmalhausen, Zur Morphologie der unpaaren Flossen. I. Die Entwicklung des Skelettes und der Muskulatur der unpaaren Flossen der Fische. Mit Tafel XV—XVIII 509

Viertes Heft

Ausgegeben den 25. Juni 1912

Friedrich Voss, Über den Thorax von Gryllus domesticus. (Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels.) Fünfter Teil. Die nachembryonale Metamorphose im ersten Stadium. (Eine Untersuchung über die Morphologie und Kinematik der Insektenorganisation in ihrem biologischen Zusammenhange.) Mit 36 Figuren im Text und Tafel XIX bis XXVIII 589

Die Halteren der Dipteren.

Von

Hugo Pflugstaedt.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit 5 Figuren im Text und Tafel I—IV.

Die Halteren der Dipteren haben schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Naturforscher in Anspruch genommen.

Zum ersten Male wurden sie erwähnt in der »Théologie physique« von DERHAM (1711—1712). Diese, wie die folgenden Arbeiten von v. GLEICHEN-RUSSWORM (1764), SCHELVER (1802), LATREILLE (1822), CHABRIER (1823) und GOUREAU (1843) gaben eine Beschreibung der äußeren Form der Schwinger, sowie ihrer Lage am Körper des Insekts. Außerdem stellten die genannten Autoren physiologische Versuche an, deren Hauptresultat kurz das war, daß die Halteren als Gleichgewichtsorgane zu betrachten seien, nach deren Entfernung die Fliege nicht mehr, oder doch nur unvollkommen zu fliegen vermöge. CHABRIER sprach gleichzeitig zuerst die Ansicht aus, die Halteren seien als die umgebildeten Hinterflügel der Fliegen aufzufassen. Diese Ansicht wurde dann in der Tat durch die späteren Untersuchungen von WEISMANN (1864 und 1866) über die nachembryonale Entwicklung der Musciden und die Metamorphose der *Corethra* bestätigt.

Da sich die vorliegende Arbeit hauptsächlich mit der Histologie des Schwingers beschäftigen soll, so möchte ich jene Arbeiten nur des historischen Interesses wegen erwähnt haben. Einige ausführlichere Angaben finden sich hierüber bei WEINLAND (1890), dem ich diese Daten entnommen habe.

Ein wichtiges Ereignis in der Erforschung der Halteren bildete die Entdeckung jener merkwürdigen Sinnesorgane, deren Beschreibung die Hauptaufgabe dieser Arbeit sein soll. 1857 veröffentlichte J. B. HICKS eine Arbeit, in welcher er eigentümliche Sinnesorgane auf den Halteren beschrieb. Die Organe sollten nach ihm auf die Basis des

Schwingers beschränkt und in Reihen angeordnet sein. Er beschreibt sie als dünne, transparente, halb oder fast ganz sphärische Vorwölbungen der Cuticula. Er untersuchte jedoch nur die Chitinteile der Organe. Ferner stellte er fest, daß ein sehr starker Nerv zur Haltere tritt, welcher neben dem Opticus der stärkste Nerv der Fliege sein soll. Da Hicks in der Haltere keine Spur von Muskeln fand, so schloß er, daß der Nerv ein sensibler sein müsse, der die merkwürdigen Organe innerviere. Es gelang ihm jedoch nicht, letzteres direkt nachzuweisen. Im folgenden Jahre kam er in einer neuen Arbeit noch einmal auf die Organe zu sprechen und versuchte sie physiologisch zu deuten. Da die Schwinger in der Nähe des Thoraxstigmas liegen und so einem ständigen Luftstrom ausgesetzt seien, so nimmt er an, daß ihre Sinnesorgane dem Riechen dienten.

Damit war zum ersten Male die Frage aufgeworfen worden, die sich von jetzt ab wie ein roter Faden durch sämtliche Arbeiten zieht, die sich mit diesen Sinnesorganen des Schwingers beschäftigen. Viel Scharfsinn ist zur Deutung ihrer Funktion aufgewandt worden, ohne daß man behaupten könnte, daß eine allgemein befriedigende Lösung gefunden worden sei. Dabei hat fast jede neue Untersuchung wieder eine andere Deutung gebracht als die vorhergehende.

1858 widersprach Loew der Ansicht von Hicks, indem er betonte, daß sich die Geruchsorgane der Dipteren an den Antennen fänden. Nach seiner Ansicht wäre der zu der Haltere tretende Nerv nicht vorwiegend sensibel, sondern innerviere in erster Linie die zur Bewegung des Schwingers dienenden Muskeln. Die Sinnesorgane der Schwinger möchten vielleicht der Erhaltung des Gleichgewichts dienen, doch könne das nicht ihre einzige Aufgabe sein.

Leydig untersuchte 1860 die Geruchs- und Gehörorgane bei Krebsen und Insekten, und kam hierbei auch auf die Sinnesorgane der Halteren zu sprechen. Er fand im Innern des Schwingers große »Ganglienzellen«, in deren distalen Ausläufern er stark lichtbrechende, eigentümliche Stiftchen entdeckte. Diese Stiftchen sollen sich nach ihm gegen die, von Hicks entdeckten, markierten Hautstellen (Papillen) wenden. Diese Chitinbildungen selbst untersuchte Leydig nicht näher, sondern erwähnte nur (S. 304), daß auf der Basis der Haltere drei spezifisch geartete Platten oder Wülste auffallen, mit nach außen geschlossenen »Räumen in der Cuticula«. Da Leydig aus den Gehörorganen der Orthopteren ähnliche Stifte bekannt waren, so deutete er auch die Halterenorgane als Gehörorgane. In seiner vergleichenden Anatomie (1864) kam Leydig nochmals mit einigen Bemerkungen auf seine Untersuchungen zurück und gab gleichzeitig eine Darstellung der Halterennerven.

Im Jahre 1882 griff Graber auf Leydigs Ausführungen zurück. Er bestätigte im wesentlichen die Angaben von Hicks über die Papillen und gab gleichzeitig eine etwas genauere Beschreibung ihres Baues. Doch konnte auch Graber, ebensowenig wie Leydig, den Zusammenhang der Gehörstifte mit den Papillen nachweisen; er pflichtet aber der Ansicht des letzteren vollkommen bei, daß es sich zweifelsohne um ein Gehörorgan handele.

Angeregt durch die Untersuchungen Leydigs und Grabers nahm A. Bolles Lee (1885) zum ersten Male eine genauere histologische Untersuchung des gesamten Schwingers vor. Dabei kam es ihm vor allem darauf an, das Verhalten der Gehörstifte zu den Papillen zu ermitteln, über das Leydig und Graber keine Klarheit gebracht hatten. Er untersuchte hauptsächlich die Organe von *Calliphora vomitoria* und entdeckte, daß die Gehörstifte nichts mit den Papillen zu tun haben; letztere stellen vielmehr besondere Sinnesorgane dar, während die Gehörstifte zu typischen chordotonalen Organen gehören, deren Enden nicht mit besonderen Cuticularbildungen versehen sind.

Auf Grund seiner weiteren Untersuchung der Papillen, in deren Nervenendigungen er feine Chitinhärchen zu finden glaubte, kam Lee zu dem Ergebnis, daß sie Organe eines chemischen Sinnes sein müßten, d. h. also wohl Geruchsorgane.

1891 trat Weinland dieser Auffassung Lee's entgegen. Er zeigte in einer umfassenden Arbeit, daß Lee den Bau der Papillen nicht richtig erkannte, und daß das feine Sinneshärchen, welches Lee als Nervenendigung in den Papillen beschrieben hatte, in Wirklichkeit nicht existiert. Weinland studierte den Bau der Papillen bei den verschiedensten Dipterenarten. Auf Grund dieser Untersuchungen sowohl, als auch physiologischer Experimente an lebenden Fliegen schloß er, daß die Papillen des Schwingers Sinnesorgane ganz spezifischer Funktion seien, die dem Insekt die Art und Stärke der Bewegung des Schwingers vermittelten. Der Schwinger selbst dagegen ist nach ihm als ein Steuerorgan aufzufassen, durch dessen Bewegungen die Flugrichtung bestimmt wird, und durch den sich die Fliege gleichzeitig im Gleichgewicht hält.

Eine größere physiologische Arbeit: »Recherches expérimentales sur les fonctions du balancier chez les insectes diptères« von Jousset de Bellesme (Paris 1878) war mir leider nicht zugänglich. Es sind mir nur ihre Hauptresultate aus Weinlands Arbeit bekannt.

Nach WEINLANDS Untersuchungen erschien keine Arbeit mehr über die Halteren. Seitdem haben sich die Methoden der histologischen Technik bedeutend vervollkommnet. Eine neue Bearbeitung erschien daher wohl angebracht, zumal über das chordotonale Organ, welches von WEINLAND nicht untersucht wurde, fast gar nichts genaueres bekannt geworden ist. Daher folgte ich gerne einer Anregung des Herrn Prof. BÜTSCHLI und unterzog mich der interessanten Aufgabe einer Neuuntersuchung der Halteren. Dabei kam es mir vor allen Dingen auf eine genaue Untersuchung der histologischen Verhältnisse des Schwingers, sowie seiner Innervierung an.

Material und Technisches.

Zu meinen Untersuchungen verwandte ich ausschließlich folgende vier Arten: von Musciden: *Sarcophaga carnaria* und *Calliphora erythrocephala*; von Syrphiden: *Syrphus balteatus* und *Eristalis tenax*. Davon wurden die beiden Muscidenarten eingehender untersucht, während die Syrphiden mehr zum Vergleich herangezogen wurden. Daß ich gerade diese Arten wählte, hat seinen Grund einmal darin, daß sie ungemein häufig und daher leicht zu beschaffen sind, sodann aber auch, weil bei ihnen, wegen der Größe des Schwingers und der gedrängten, reihenweisen Anordnung seiner Sinnesorgane, sich die histologische Untersuchung leichter gestaltet.

Ziemliche Schwierigkeiten bereitete mir anfänglich die Konservierung. Da keine größeren Öffnungen am Schwinger vorhanden sind, kann die Fixierungsflüssigkeit nur schwer eindringen. Ein Zerschneiden des Schwingers ist aber deshalb nicht angängig, weil dadurch die Orientierung des Objektes beim Schneiden sehr erschwert, wenn nicht gar unmöglich gemacht wird. Es mußten deshalb also möglichst leicht eindringende Fixierungsflüssigkeiten gewählt werden, als welche hauptsächlich die alkoholischen in Betracht kommen. Ich machte zunächst Versuche mit absolutem Alkohol, später auch mit absolutem Alkohol + 3% Salpetersäure. Manchmal erhielt ich hiermit recht gute Resultate; oft traten aber doch ziemlich erhebliche Schrumpfungen, besonders der Kerne, ein. FLEMMINGS Chromosmium-Essigsäure, die ja auch sonst vielfach und mit gutem Erfolg zur Konservierung von Insektensinnesorganen angewandt wurde, versagte vollständig. Ich hebe dies besonders hervor, weil LEE behauptet, damit stets gute Resultate gehabt zu haben. Schlechte Erfolge hatte ich ebenfalls mit Sublimat. Dagegen konservierte GILSONsche Flüssigkeit ziemlich gut;

als besser erwies sich eine Mischung von gleichen Teilen GILSON- mit PERÉNYIscher Flüssigkeit. Die besten Erfolge erzielte ich aber stets mit Alkoholeisessig (3 Teile Alk. absol. + 1 Teil Eisessig), diese Flüssigkeit habe ich dann fast ausschließlich angewandt. Auch die von manchen Autoren, so von SCHWABE (1906), so sehr gerühmten Formolgemische habe ich einige Male angewandt, ohne jedoch davon sehr befriedigt zu werden. Die Resultate, die ich damit erhielt, waren höchstens so gut, wie die mit Alkoholeisessig, meist aber schlechter. — Sämtliche Konservierungsflüssigkeiten, mit Ausnahme der Formolgemische wurden heiß angewandt. Ich ging bei der Konservierung so vor, daß ich entweder den Schwinger zunächst ablöste und dann sofort in die Konservierungsflüssigkeit brachte, oder die ganze Fliege zunächst damit übergoß und dann den Schwinger sofort abpräparierte. Bei der ersten Methode scheint es leicht vorzukommen, daß der Inhalt des Schwingerköpfchens kollabiert, vielleicht durch Austritt von Blutflüssigkeit.

Nach dem Auswaschen wurden die Objekte möglichst schnell durch Chloroform in Paraffin übergeführt; längeres Verweilen in Alkohol scheint leicht Schrumpfungen hervorzurufen. Beim Schneiden hatte ich keine erheblichen Schwierigkeiten. Bei gut geschliffenem Messer kommt es nur selten vor, daß ein Schnitt zusammengeschoben wird, selbst beim Bänderschneiden nicht. Wegen der Kleinheit der Objekte habe ich fast ausschließlich Bänder geschnitten, und zwar meist von 5 μ, mitunter auch von 3 μ Dicke.

Um ein gutes Haften der Schnitte auf dem Objektträger zu erzielen, wurden sie mit Eiweißglycerin aufgeklebt. Es erwies sich dies als unbedingt notwendig, weil sich sonst ein großer Teil der Schnitte bei der Nachbehandlung ablöste. Zur Färbung benutzte ich einige Male Boraxcarmin, sonst ausschließlich die WEIGERTsche Haematoxylinfärbung und Eisenhaematoxylin nach HEIDENHAIN. Zur Nachfärbung erwies sich eine 1% Erythrosinlösung als sehr geeignet. WEIGERT-Erythrosin eignete sich besonders gut für Übersichtsbilder. Es färbt das Chitin nur schwach. Zum Studium der chordotonalen Stifte und der Endorgane der Papillen erwies sich dagegen nur Eisenhaematoxylin als geeignet; ich konnte hiermit eine äußerst scharfe Differenzierung jener Gebilde erhalten, wie sie mit keiner anderen Färbung möglich war.

Zum Studium der Chitinteile wurde der Schwinger mit verdünnter Kalilauge behandelt und dann mit Pyrogallussäure in alkoholischer Lösung gefärbt. Einige Male habe ich auch solche, von den Weichteilen befreite Schwinger, um Aufschlüsse über den Bau der Papillen zu bekommen, geschnitten. Die Schnitte wurden dann mit Gentianaviolett gefärbt.

Die Stellung und der äußere Bau der Halteren.

Was die Stellung der Halteren am Körper des Insekts betrifft, so brauche ich wohl nur kurz zu erwähnen, daß sie hinter und etwas ventralwärts von den beiden Flügeln am Metathorax eingelenkt sind. Bei den von mir untersuchten Arten sind sie stets von einem kleinen, nach oben gewölbten Schüppchen bedeckt. Dieses Schüppchen wird als Abkömmling des Flügels betrachtet. Es findet sich nach **Weinland** gut ausgebildet bei den Musciden, Tabaniden und Syrphiden, bei den übrigen Dipteren dagegen soll es mehr oder weniger rudimentär sein.

Zum Verständnis des Folgenden ist zunächst noch eine Bemerkung über die Orientierungsbezeichnungen notwendig. Ich bin hierbei von der natürlichen Lage des Schwingers am Körper der Fliege ausgegangen und bezeichne sein am Thorax befestigtes Ende als das proximale, das entgegengesetzte als das distale. Als vorn und hinten unterscheide ich die Seiten des Schwingers, die dem Kopf der Fliege, bezw. ihrem Abdomen zugekehrt sind. Außerdem unterscheide ich eine Dorsal- und Ventralseite. Schnitte, die in der Längsachse des Schwingers geführt sind, bezeichne ich als Längsschnitte (es kommen hier nur vertikale [dorsi-ventrale] Längsschnitte und horizontale [von vorn nach hinten] in Betracht). Schnitte senkrecht zur Längsachse des Schwingers bezeichne ich als Querschnitte.

Betrachten wir nun die Gestalt des Schwingers selbst, so unterscheidet man an ihm im wesentlichen drei Abschnitte. (Die Fig. 1 bis 6 mögen diese Verhältnisse erläutern; die Gliederung des Schwingers ist auf ihnen deutlich erkennbar). Ein dem Thorax breit aufsitzendes Basalstück (*ba*), das hauptsächlich die Sinnesorgane trägt, verjüngt sich distalwärts und geht schließlich in den Stiel (*st*) über, der meist dorsiventral etwas abgeplattet ist. Am Ende des Stiels beginnt das Köpfchen (*k*), welches, wie schon die früheren Autoren beschreiben, in der Horizontalebene nicht symmetrisch auf dem Stiel aufsitzt, sondern mit seiner Hauptmasse nach hinten entwickelt ist. Der Stiel ist bei den Musciden (Fig. 1 bis 4) gerade, bei den Syrphiden dagegen (wie Fig. 5 und 6 von *Eristalis* zeigt) etwas nach hinten gekrümmt. Das Köpfchen erscheint bei *Sarcophaga* und *Calliphora*, von der Dorsal- oder Ventralseite gesehen mehr oder weniger oval (Fig. 3 u. 4), von vorn oder hinten jedoch, wie schon Lee beschreibt, abgerundet dreieckig (vergleiche den vertikalen Längsschnitt in Fig. 11).

Der Schwinger ist über und über mit kleinen Härchen bedeckt, welche meist auf kleinen warzenförmigen Erhebungen der Cuticula stehen. Zwischen den einzelnen Papillen der Sinnesorgane stehen etwas längere Haare (Fig. 38, 39 u. 47). Außer diesen Haaren kommen auf dem Schwinger noch größere Borsten vor, welche der Cuticula gelenkig eingefügt sind. Diese Borsten stehen bei den von mir untersuchten Arten ausschließlich auf dem Köpfchen (Fig. 3 bis 6 *SB*), und zwar findet sich bei *Sarcophaga* und *Calliphora* eine Gruppe von 5, bzw. 4, solcher Borsten auf der Dorsalseite, während auf der Ventralseite des Köpfchens eine größere Anzahl etwas kleinerer Borsten zerstreut steht. Daß diese Borsten eine spiralige Struktur besitzen, wie Weinland angibt, konnte ich bei den von mir untersuchten Arten nicht wahrnehmen. Auf diese Borsten werden wir später noch einmal zurückkommen.

Im übrigen ist der Bau des Schwingers äußerst kompliziert, so daß man sich nur schwer ein Bild von ihm machen kann. Die vielen Ausbuchtungen, Vertiefungen, Falten und Furchen, welche sich auf seiner Oberfläche finden, erlauben nicht, daß man sich an dem Totalpräparat eine Vorstellung auch nur vom gröberen Bau des Schwingers (ich sehe hierbei von den Papillensinnesorganen vollständig ab) bilden könnte. Ich habe nun versucht an der Hand der Totalpräparate und einer Serie von Quer- und Längsschnitten ein Modell von dem Schwinger aus Plastilin herzustellen. Die Figuren 1 und 2 zeigen die Photographie eines solchen Schwingermodells von *Sarcophaga*. Ich glaube wohl sagen zu können, daß sie im wesentlichen den gröberen Bau des Schwingers richtig wiedergeben.

Betrachten wir jetzt noch einmal das Basalstück (*ba*, Fig. 1—6) so fallen auf der Dorsalseite besonders zwei, auf der Ventralseite dagegen eine Chitinplatte auf, welche eigentümliche Bildungen zeigen. Die dorsalen sind in den Figuren 3 und 5 mit *BP* und *dSP*, die ventralen auf den Fig. 4 und 6 mit *vSP* bezeichnet. Es sind dies die mit den Sinnesorganen versehenen Platten, welche seinerzeit Hicks entdeckte. Graber (1882) führte später besondere Namen für sie ein; die proximale der beiden Platten auf der Dorsalseite des Schwingers bezeichnete er als basale Platte (*BP*) und die beiden andern als dorsale bzw. ventrale Scapalplatte (*dSP* und *vSP*). Die Sinnesorgane dieser Platten werden entsprechend als basale bzw. scapale Papillen bezeichnet. Ferner fällt am Köpfchen des Schwingers eine tiefe Furche

(*Fu*) auf, welche über die ganze Dorsalseite zieht und allmählich flacher werdend, sich distalwärts wendet und bis auf die Ventralseite erstreckt.

Der Bau des Schwingers ist, abgesehen von einigen Gestaltsunterschieden, im wesentlichen bei den Musciden und Syrphiden derselbe. (Vgl. Figg. 1—6). Dieselben Chitinplatten, Furchen und Borsten usw., die wir bei Sarcophaga und Calliphora finden, sehen wir auch in etwas abgeänderter Gestalt, bei den Syrphiden *Eristalis* und *Syrphus* wieder. Die auffallendsten Unterschiede sind vielleicht, der gekrümmte Stiel, das dickere, mehr rundliche Köpfchen bei *Eristalis*, und die schmälere und längere Form der scapalen Platten *SP*.

Über die Längenverhältnisse der Schwinger mögen folgende Zahlen Auskunft geben:

Sarcophaga	1,15—1,20 mm
Calliphora	1,13—1,17 »
Syrphus	1,02—1,06 »
Eristalis	1,36—1,39 »

Weitere ausführlichere Angaben über die Schwinger der verschiedensten Dipteren finden sich bei Weinland (1890 S. 67—73), worauf ich hier verweisen möchte.

Die Halterennerven.

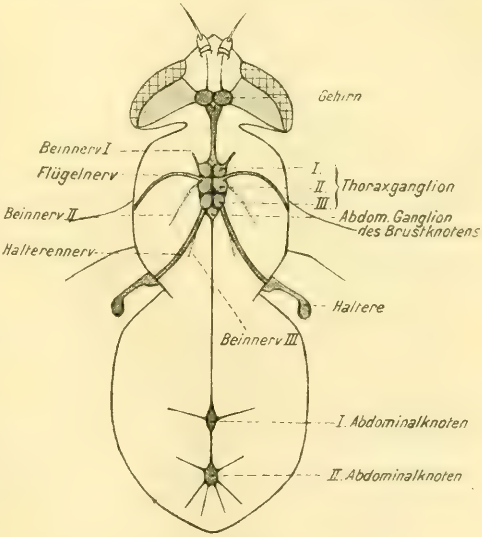
Bevor ich auf den inneren Bau der Halteren eingehe, möchte ich einiges über ihre Innervierung bemerken. Merkwürdigerweise fand ich darüber in der Literatur der Halteren nur sehr wenig. Eine kurze Notiz über die Halterennerven findet sich allerdings schon bei Hicks (56, S. 136—137), welcher erwähnt, daß sie die stärksten Nerven sind, welche dem Thoraxganglion entspringen. Er gibt auch Abbildungen des Nervensystems von *Eristalis* und *Calliphora* (vgl. Tfl. V Fig. 1 u. 2), die allerdings sehr schematisch sind. Einen wesentlichen Fehler, den diese beiden Figuren enthalten, möchte ich doch hier nicht unerwähnt lassen. Die Halteren sind nämlich bei beiden verkehrt eingezeichnet, so daß sie mit der Hinterseite nach vorn stehen.

Auch Weinland erwähnt in seiner sonst sehr ausführlichen Arbeit nur, daß der Halterennerv dem dritten Thoraxganglion entspringt. Eine Abbildung dieses Nerven suchte ich aber vergebens. In den »Vergleichend anatomischen Untersuchungen über das Nervensystem der Dipteren« von E. Brandt (1879) findet sich ebenfalls über den Schwingernerv gar nichts. Brandt zeichnet nur die Beinnerven ein. Auch eine neuere kurze Abhandlung von Binet (1892) gibt keine Abbildung. Nur zufällig erfuhr ich, daß bereits Leydig (1864) eine solche gegeben hat. In seinem: »Handbuch der vergleichenden Anatomie«

gibt er auf Tafel V, Fig. 8 eine Abbildung des Nervensystems von *Tabanus*, in dem auch der Halterennerv eingezeichnet ist, welcher dem dritten Thoraxganglion entspringt. Bei meinen eigenen Untersuchungen an Syrphiden fand ich ihn an der nämlichen Stelle.

Bekanntlich weist das Nervensystem der höheren Dipteren (Musciden, Syrphiden und Tabaniden) eine weitgehende Konzentration der Bauchganglienkette auf. Nach Brandt sind hier die drei Thoraxganglien stets zu einem Brustganglion verschmolzen. Bei den Syrphiden tritt zu diesem Brustganglion noch das erste Abdominalganglion hinzu, während sich die noch übrigen Abdominalganglien zu zwei Knoten im Abdomen vereinigt haben. Bei den Musciden dagegen ist auch der letzte Rest freier Abdominalganglien verschwunden; sie sind sämtlich mit dem Brustganglion vereinigt.

Durch Herauspräparieren der Muskeln läßt sich das Nervensystem meist ohne erhebliche Schwierigkeiten freilegen. Ich habe hierzu ausschließlich die großen Syrphidenarten *Volucella* und *Eristalis* benutzt. Die Textfig. 1 gibt eine schematisierte Figur des Nervensystems, die ich mit Benützung der Brandtschen Abbildungen von einer *Volucella* entworfen habe. Wir sehen hier im Brustganglion die drei Thoraxganglien vereinigt mit einem Anhang des ersten Abdominalganglions. Ich bemerke hierzu, daß diese Verhältnisse natürlich erst an einem gefärbten und aufgehellten Präparate deutlich hervortreten. Der hier aus dem ersten Thoraxganglion entspringende Nerv scheint mir zum ersten Beinpaar zu gehen. Die aus dem zweiten Thoraxganglion entspringenden starken Nerven, welche in einem nach vorn gerichteten Bogen, zu den Seiten des Körpers verlaufen, innervieren die Flügel. Vom dritten Thoraxganglion endlich entspringen die auffallend starken Halterennerven, die sich im schwachen Bogen nach hinten zu den Schwingern



Textfig. 1.

Nervensystem von Volucella; schematisiert.

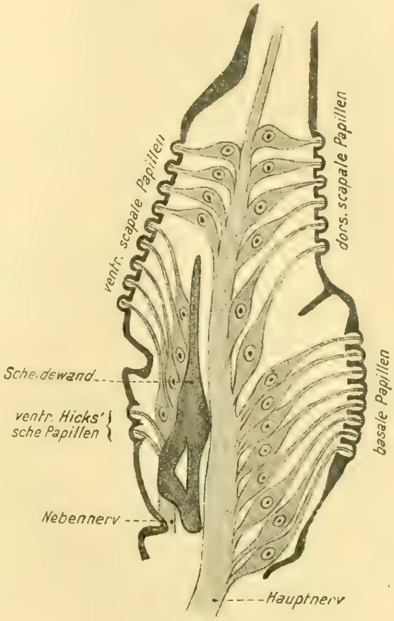
wenden. Der Durchmesser dieser Nerven beträgt bei *Calliphora* ungefähr 75 μ. Die Schwingernerven verlaufen zunächst ziemlich horizontal nach hinten und steigen erst an der Chitinwand des Körpers zu den Halteren empor. Da sie hierbei von Chitin überdeckt sind, läßt sich ihr Eintritt in die Schwinger makroskopisch nicht verfolgen; dies gelang mir vielmehr erst auf Schnitten. Ich verwandte hierzu kleinere Syrphidenarten, durch welche ich Horizontalschnitte von 20 μ Dicke anfertigte. Die Nerven des zweiten und dritten Beinpaares entspringen, weiter ventral als Flügel- und Halterennerven, aus dem zweiten bzw. dritten Thoraxganglion.

Nach Binets (1892) Untersuchungen soll der Halterennerv nur einen Teil seiner Fasern an das dritte Thoraxganglion abgeben, die hier ihre Wurzeln in dessen dorsalen Partieen haben, ein großer Teil seiner Fasern soll dagegen das ganze Brustganglion durchsetzen und bis in das Connectiv, das zum Suboesophagealganglion führt, zu verfolgen sein. Meine Untersuchungen konnten dies bestätigen. Ich habe zu diesem Zweck das Brustganglion mit Connectiven und Nerven möglichst sauber herauspräpariert und Horizontalschnitte davon angefertigt. Fig. 7 zeigt einen solchen Schnitt durch das Brustganglion von *Eristalis*. Ein großer Teil der Fasern des Schwingernerven (*HN*) ist in seinem Verlauf deutlich bis in das Connectiv (*CG*), das zum Suboesophagealganglion geht, zu verfolgen, während ein anderer Teil der Fasern nach innen zu in die Punktsubstanz des dritten Thoraxganglions geht. Dies zeigt uns also die wichtige Tatsache, daß der Schwinger zum Teil direkt vom Gehirn aus innerviert wird.

Der innere Bau des Schwingers.

Nach diesen Betrachtungen wollen wir wieder zum eigentlichen Schwinger zurückkehren. Untersucht man den inneren Bau, so erweist es sich bald, daß er geradezu mit Sinnesorganen erfüllt ist, wenigstens soweit das Basalstück in Betracht kommt. Fast der gesamte Hohlraum dieses Abschnittes wird von Nerven und den davon ausgehenden Sinneszellen eingenommen.

Schon kurz vor seinem Eintritt in die Haltere teilt sich der bis dahin einheitliche Nerv in zwei Stämme. Dies wurde bereits von Weinland beschrieben, während Lee (1885) behauptete, daß der Nerv sich erst nach seinem Eintritt in den Schwinger teile. Das ist jedoch nicht der Fall; wir finden vielmehr, gleich zu Anfang schon, zwei Nerven im Schwinger. Diese beiden Nerven sind ungleich stark. Der kleinere von ihnen (Fig. 8, *NN*) tritt vorn in die Haltere ein und versorgt ausschließlich die Papillen der Ventralseite, während der stärkere Nerv (Fig. 8, *HN*) hinter dem kleineren eintritt und sämtliche anderen Sinnesorgane innerviert. Beide Nerven — ich werde sie als Neben- (*NN*) und Hauptnerv (*HN*) unterscheiden — sind durch eine längsverlaufende Chitinwand (Fig. 8 *Schw*) voneinander gesondert. Als Begleiter des Hauptnerven findet sich stets eine Trachee (Fig. 8, *Trach*). Bald nach ihrem Eintritt gehen aus den beiden Nerven große spindelförmige Sinneszellen (*SZ*) mit hellem, rundlichen Kern hervor. Die Sinneszellen des Nebennerven wenden sich ausschließlich den ventralen scapalen Papillen (Fig. 9 *v. Scap. Pap.* und Textfig. 2) und den ventralen Hicksschen Papillen zu. Letztere bilden eine kleine, wenig hervortretende Gruppe proximal von der ventralen Scapalplatte (Fig. 4 *v.H.Pap*). Die Sinneszellen des hinteren oder Hauptnerven wenden ihre Ausläufer zunächst nach der Dorsalseite des Schwingers und versorgen hier das basale Organ, welches auf der schon früher erwähnten basalen Platte (Fig. 3 und 5 *BP*) liegt, und die seitlich nach vorn davon liegenden dorsalen Hicksschen Papillen (Fig. 8 *d.H.Pap*), ebenfalls eine nur kleine Gruppe von Papillen, die den eben genannten ventralen Hicksschen Papillen gegenüber liegt (Fig. 3 *d.H.Pap*). Bald gehen jedoch auch nach der Ventralseite des Schwingers Sinneszellen aus dem Hauptnerven hervor. Es sind dies die Sinneszellen des großen chordotonalen Organs (Fig. 9 *gCh*), welches sich dem basalen Organ ungefähr gegenüber auf der Ventralseite des Schwingers unter der in Fig. 4 u. 6 mit *ch* bezeichneten Platte ausbreitet und sich hier in einem Winkel von ungefähr 45° zur Längsachse des Schwingers erstreckt.



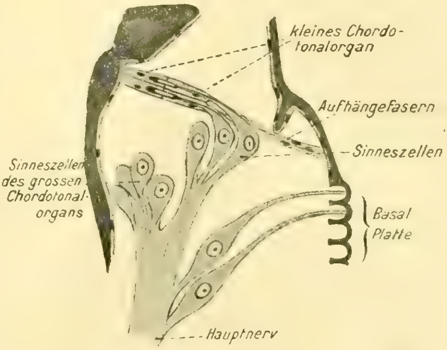
Textfig. 2.
Vertikaler Längsschnitt durch den Basalteil eines Musciden-Schwingers; schematisiert.

Auf der Dorsalseite finden sich in der Höhe dieses chordotonalen Organs, hinter der basalen Platte, eigentümliche Bildungen, welche Weinland (1890, S. 77) als Gelenksäckchen beschreibt. Sie liegen unter den in Fig. 3 u. 5 mit *a* und *b* bezeichneten Vorwölbungen der

Cuticula. WEINLAND sagt von diesen Bildungen, daß an diesen Stellen die Hypodermis stark verdickt sei und eine große Anzahl Kerne enthalte; die Hypodermis sei von dem zugehörigen Chitin abgelöst, und dadurch entstehe ein Sack, der »mit einer faserigen sich durch Boraxcarmin schwachfärbenden Masse« ausgefüllt sei. Diese Darstellung ist nicht ganz richtig. Die Hypodermis ist an dieser Stelle in der Tat stark verdickt (s. Fig. 12 *Hyp*). Ihre Zellen sind mitunter fast cylindrisch und man kann hier sogar ausnahmsweise die Zellgrenzen erkennen. Von einer Loslösung der Hypodermis von Chitin kann jedoch keine Rede sein, und zwar deshalb nicht, weil eben jene faserige Masse, von der WEINLAND spricht, nichts andres als Chitin ist. Man unterscheidet bekanntlich an der Chitincuticula gewöhnlich mehrere Schichten. Auch hier ist eine solche Cuticularschichtung vorhanden, und zwar konnte ich drei Schichten unterscheiden. Die äußere Schicht ist stark lichtbrechend und färbt sich fast gar nicht. Daher erscheint sie gelb. Sie ist meist sehr dünn und kaum wahrzunehmen, nur an den Härchen und Papillen tritt sie stärker hervor. Die mittlere Chitinschicht ist meist am stärksten ausgebildet, sie ist homogen und mit Eisenhaematoxylin stark färbbar. Die innere Schicht endlich ist von faseriger Struktur und färbt sich nur schwach. An der vorher erwähnten Stelle ist nun die mittlere Chitinschicht (Fig. 12 *mCu*) relativ dünn, während die faserige Schicht (Fig. 12*iCu*) eine ungemein starke Verdickung erfahren hat. Daß es sich wirklich um Chitin handelt, zeigten mir Schnitte von Kalilaugematerial, wo jene faserige Masse genau so, nur etwas verquollen, anzutreffen war. Was die Funktion dieser merkwürdigen Bildung betrifft, so könnte man vielleicht annehmen, da die oberen harten Chitinschichten hier sehr dünn sind, daß sie dem Schwinger eine gewisse Elastizität verleiht.

Kehren wir nun zur Betrachtung des Nervenverlaufs zurück. Am distalen Rande der basalen Platte (*BP*) setzt sich ein schmales Sinnesorgan an und steigt (bei *Sarcophaga* und *Calliphora*), gerade und ziemlich senkrecht nach der Ventralseite hinab (Fig. 9 *K.Ch*). Es ist ein zweites chordotonales Organ, das wir später als kleines Chordotonalorgan noch genauer kennen lernen werden. Gleichzeitig beginnt in der tiefen Längsfalte, distal von der basalen Platte, (Fig. 3 u. 5 *f*), ein neues Sinnesorgan: das dorsale scapale Organ (Fig. 9 *d. Scap. Pap*), welches ebenfalls vom Hauptnerven versorgt wird und die früher beschriebene dorsale scapale Platte (Fig. 3 u. 5 *dSP*) einnimmt. Weiter distal sind jetzt in der Haltere nur noch die beiden scapalen Sinnesorgane vorhanden (Fig. 10 *d. Scap. Pap* u. *v. Scap. Pap* und Textfig. 2).

Beide Organe sind mit ihren nervösen Teilen zunächst noch durch die zarte Längschitinwand, die natürlich beiderseits von Hypodermis bekleidet ist, getrennt. Etwas weiter distalwärts verschwindet jedoch diese Scheidewand plötzlich, und von hier an wird auch das ventrale scapale Organ vom Hauptnerven versorgt (Textfig. 2). Dies trifft jedoch nur für die Musciden (*Sarcophaga* und *Calliphora*) zu, nicht aber für *Eristalis* und *Syrphus*; bei den letzteren wird das ganze ventrale scapale Organ ausschließlich vom Nebennerven innerviert. Am klarsten geht diese etwas komplizierte Anordnung der nervösen Elemente in dem Basalteil der Haltere wohl aus dem schematischen Längsschnitt in Textfig. 2 hervor. Sie zeigt die Innervierung der verschiedenen Papillensinnesorgane vom Haupt- und Nebennerven, während Textfig. 3 die Verhältnisse für die chordotonalen Organe erklären soll. Die beiden scapalen Organe endigen fast auf gleicher Höhe (Textfig. 2). — Den nun folgenden Abschnitt des Schwingers bezeichnen wir als den Stiel.


kleines Chordo-tonalorgan
Aufhängefasern
Sinneszellen
Basal Platte
Sinneszellen des grossen Chordotonal-organs
Hauptnerv

Textfig. 3.

Vertikaler Längsschnitt durch den Basalteil eines Musciden-Schwingers; schematisiert.

Eigentümlich ist, daß fast sämtliche Forscher darin einig sind, daß mit dem Ende der scapalen Sinnesorgane auch der Nerv endige. Weinland schreibt hierzu (S. 79): »Fast auf gleicher Höhe mit den scapalen Papillen in Kammer II hören auch die der Unterseite in Kammer I auf und damit ist die letzte Spur der beiden Nervenstämme im Schwinger verschwunden.« Dies ist nun durchaus nicht der Fall. Vielmehr konnte ich bei allen Arten, die ich untersuchte, nachweisen, daß ein Nerv von ungefähr 4—5 μ Durchmesser den ganzen Stiel durchsetzt (Fig. 14—17 *N*). Eng mit ihm verbunden verläuft eine Trachee (*Trach.*), die sich auch im Basalstück des Schwingers fast stets in unmittelbarer Nähe des Hauptnerven befindet. Dieser Nerv ist in der Tat nichts weiter als der Rest des Hauptnerven. Schon Hicks (1856, S. 138) hat seinerzeit vermutet, daß ein Nerv im Stiel der Haltere aufsteige. Daß er diesen Nerven wirklich gesehen haben sollte, kann man wohl kaum annehmen, da er erstens sehr dünn ist, und Hicks nur Totalpräparate untersuchte. Mir gelang es nicht, den Nerven am Totalpräparat sichtbar zu machen. Infolgedessen bestreitet

Leydig (1860) auch ganz entschieden, daß ein solcher Nerv vorhanden sei, was nicht verwunderlich ist.

Der Querschnitt des Stiels (Fig. 14—17) ist etwas unregelmäßig oval oder abgerundet rechteckig. Die Dorsal- und Ventralseite ist bei *Sarcophaga* und *Calliphora* etwas eingebuchtet (Fig. 15 u. 14); dabei konvergieren die Ventral- und Dorsalwand etwas nach vorn zu (Fig. 15 u. 17). Das Stiellumen wird seiner ganzen Länge nach von einer Scheidewand in zwei Kanäle geteilt, und zwar in einen vorderen und einen hinteren (*vK* und *hK*). Schon auf dem Totalpräparat ist diese Scheidewand gut zu erkennen. Sie ist bei *Sarcophaga* und *Calliphora* sehr zart und wird nur von Hypodermiszellen gebildet (Fig. 14 u. 15), wenigstens konnte ich kein Chitin darin erkennen. Ihre Bildung geschieht derart, daß sich von der Dorsalseite wie von der Ventralseite je zwei Hypodermiszellen zusammenlegen und mit den gegenüberliegenden in der Mitte des Stiellumens zusammenstoßen, so daß also die Wand auf einem Querschnitt jeweils von vier Zellen gebildet wird (Fig. 14). Etwas anders verhält es sich bei den Syrphiden, indem hier eine chitinöse Scheidewand gebildet wird. Diese besteht aus einer Chitinleiste (Fig. 16 u. 17 *Ch.L*), die von der Dorsalseite in das Lumen des Stiels hineinragt. An ihrem Grunde ist diese Leiste oft etwas eingeschnürt (Fig. 16), so daß sie im Querschnitt ein birnförmiges Aussehen hat. An der Bildung dieser Leiste beteiligen sich alle Cuticulalagen. Die Chitinleiste verschmilzt jedoch nicht mit der Ventralwand des Stiels, sondern läßt hier einen schmalen Zwischenraum frei, welcher von der Hypodermis ausgefüllt wird. Bemerken möchte ich noch, daß bei *Eristalis* proximal am Beginn des Stiels und distal vor dem Übergang in das Köpfchen, zu der weit vorspringenden Leiste der Dorsalseite sich noch auf eine kurze Strecke ein kleiner Vorsprung der Ventralseite gesellt (Fig. 17 *v.Ch.L*). Für die größere dazwischenliegende Strecke des Stiels finden wir aber auch bei *Eristalis* nur die Dorsalleiste wie bei *Syrphus*. Die beiden Kanäle des Stiels sind stets von einem Gerinnsel erfüllt. Es ist Blutflüssigkeit, in der man mitunter kleine rundliche Zellen mit Kern wahrnehmen kann, die zweifellos Blutzellen sind. In dem hinteren Stielkanal (*hK*) liegt bei *Sarcophaga* und *Eristalis* stets der Nerv (Fig. 14 u. 17 *N*) eng verbunden mit der Trachee (*Trach.*). Der Nerv ist von einer zarten, schwer erkennbaren Hülle umgeben, deren Existenz aber deutlich aus den flachen Kernen hervorgeht, die man am Rande des Nerven sehr häufig findet.

Bei *Calliphora* fand ich den Nerven samt der Trachee der Hypodermisscheidewand eingelagert (Fig. 15), während er ihr bei *Syrphus* nur eng anliegt. Was die Herkunft dieser beiden Stielkanäle betrifft, so geht der hintere, welcher den Nerv enthält, direkt aus dem Raum hervor, der die beiden scapalen Organe enthält, während der vordere aus dem Raum entspringt, der den Nebennerven enthält.

Distalwärts vergrößert sich das Lumen des hinteren Stielkanals allmählich immer mehr, während das des vorderen langsam abnimmt. Das Lumen des hinteren Kanals erweitert sich nach hinten immer mehr und bildet so schließlich das des Köpfchens. Der größte Teil des Köpfchenhohlraums (s. Fig. 23 u. 18) ist jedoch durch einen von Hypodermiszellen gebildeten Boden völlig von dem hinteren Kanal abgetrennt (Fig. 24 u. 11 *fHyp*). Dieser Boden wird von eigentümlich umgeformten Hypodermiszellen gebildet. Die Zellen sind sehr langgestreckt und daher faserartig mit länglichen Kernen. Fig. 24 zeigt die Stelle (*) der Fig. 23 bei stärkerer Vergrößerung. In der Mitte des Bodens stoßen die Zellen der Ventral- und Dorsalwand in einer deutlich erkennbaren Naht zusammen. Von dieser Erscheinung hat bereits LEE (1885) eine sehr gute Darstellung gegeben. Diese Hypodermiswand erstreckt sich nun wie Fig. 23 zeigt, von der Ventralwand des Köpfchens nach der schon früher beschriebenen Furche auf der Dorsalseite (Fig. 3 u. 5 *Fu*) hin. Sie folgt dabei vollständig dem Verlauf dieser Furche. Da letztere nach der ventralen Seite des Köpfchens ein Stück übergreift, so finden wir die Wand auf dem vertikalen Längsschnitt durch die hintere Region des Köpfchens in Fig. 23 zweimal getroffen. Der durch diesen Boden von dem hinteren Stielkanal abgetrennte distale Hohlraum des Köpfchens ist die von den früheren Autoren sogenannte Endblase. Der Nerv mit der Trachee durchbricht den Boden der Endblase in der Naht.

Merkwürdig ist nun der Inhalt der Endblase. Bei WEINLAND finden wir darüber folgendes (S. 86): »die bis zum Boden der Endblase ziemlich starke Trachee, geht in derselben, abgesehen von einigen kleinen Ästchen zur Hypodermis, welche ich quer durch die Endblase verlaufen sah, in einen Haufen großer Zellen über, welcher bei und auch innerhalb der verschiedenen Arten sehr verschieden gestaltet ist«. — LEYDIG (1860) erwähnt diese Zellen meines Wissens zuerst; er bemerkt (S. 306), daß sich in der rundlichen Endanschwellung der Haltere Klumpen von Zellen befinden, welche einem Fettkörper ohne Fett entsprechen. — Diese Zellen fallen durch ihre Größe auf, sowie dadurch, daß sie meist mehrkernig sind. Gewöhnlich liegen sie epithelartig der Hypodermis an (Fig. 18 u. 20 *GZ*), oder hängen klumpenweise zu mehreren aneinander in das Lumen der Endblase hinein. Ihre Größe ist sehr verschieden. Bei *Calliphora* beträgt die durchschnittliche Länge 35 μ und die Breite 25 μ. Bei *Eristalis* sind sie bedeutend kleiner. Das Charakteristischste der Zellen ist aber wohl ihre Mehrkernigkeit. Bei *Sarcophaga* und *Calliphora*, aber auch bei *Eristalis* und *Syrphus*, sind sie meist zweikernig, doch kommen auch einkernige Zellen vor. Mitunter fand ich auch drei Kerne (Fig. 19 u. 21). Ob noch mehr Kerne vorkommen können, weiß ich nicht; Lee (1885; S. 390) hat bei *Calliphora vomitoria* bis zu zwölf Kernen in einer Zelle gezählt. Ich habe wie gesagt nie mehr als drei gesehen. Die Kerne sind oval und von beträchtlicher Größe (bei *Sarcophaga* 6—7 μ auf 8—9 μ) mit meist mehreren großen Chromatinbrocken (Fig. 19—22 *GZK*).

Die Kerne liegen meist im Zentrum der Zelle — mitunter auch am Rande — und sind durch dichte Plasmabrücken mit den Zellwänden verbunden, während dazwischen das Plasma äußerst spärlich verteilt ist. Die Fig. 19—22 zeigen solche große Zellen von *Sarcophaga*, *Calliphora* und *Eristalis*. Daß der Zellinhalt zwischen den Plasmazügen glashell sei, wie Weinland (1890, S. 87) behauptet, habe ich nicht finden können. Ich fand hier vielmehr ein feines Gerinnsel.

Lee (1885, S. 389) meint, daß diese Zellen wohl auf die von Weismann (1864) in den Muscidenlarven beschriebenen »guirlandenförmigen Zellstränge« zurückzuführen seien. Auch Weinland (1890, S. 87) pflichtet dieser Ansicht bei. Ob sich das wirklich so verhält, muß ich dahingestellt sein lassen. Die Ähnlichkeit der beiden Zellarten, ihre Größe, Vielkernigkeit und ihre Lage an den Tracheen sprechen ja wohl dafür. Jedenfalls vermag aber nur die Ontogenese hierüber genauere Auskunft zu geben. Über ihre Funktion läßt sich natürlich kaum etwas sagen. Weinland vermutet (1890, S. 143), daß sie das Blut wie ein Schwamm aufsaugen und am Rückfluß in den Thorax hindern. Dadurch würde das Gewicht der Endblase erhöht und die Tätigkeit der Schwinger wirkungsvoller gestaltet. Diese Anschauung scheint mir manches für sich zu haben.

Der übrige Hohlraum der Endblase ist stets mit einem feinen Gerinnsel erfüllt, in dem sich mitunter kleine, rundliche Zellen befinden (Fig. 18 *BZ*). Zweifellos handelt es sich hier um Blut, während die darin suspendierten Zellen wohl als Blutzellen aufzufassen sind. Letztere haben einen Durchmesser von 9—10 μ mit Kernen von 4—5 μ.

Die Sinnesorgane des Schwingers.

Nach dieser allgemeinen Schilderung gehen wir zur histologischen Betrachtung der Sinnesorgane über. Die Zahl der im Schwinger vorhandenen verschiedenen Arten von Nervenendigungen oder Sinnesorganen, wurde von WEINLAND (1890, S. 88 u. 89) auf sieben angegeben. Auf Grund meiner Untersuchungen muß ich diese Zahl um zwei erweitern. Von diesen Sinnesorganen sind sieben schon äußerlich durch besondere Cuticularbildungen kenntlich. Betrachten wir den Basalteil einer Haltere oberflächlich, so fallen uns, wie schon hervorgehoben, drei Chitinplatten durch eigentümliche, reihenweise angeordnete Chitingebilde auf ihrer Oberfläche auf. Es sind dies auf der Dorsalseite der Haltere die etwa oval geformte Basalplatte (Fig. 3 u. 5 *BP*) und die distal von ihr liegende, in der Längsachse des Schwingers gestreckte, dorsale Scapalplatte (*dSP*). Letzterer gegenüber auf der Ventralseite liegt die ventrale Scapalplatte (Fig. 4 u. 6 *v.SP*). Die dorsale Scapalplatte erstreckt sich längs einer tiefen Furche, deren hintere Wand sie bildet, so daß sie zum Teil verdeckt liegt (Fig. 9 *d.Scap. Pap*). Außer diesen drei größeren Papillenorganen finden sich noch drei kleinere Gruppen. Eine Gruppe von Papillen liegt auf der Dorsalseite vor der Basalplatte: es sind die sogenannten dorsalen HICKSschen Papillen (Fig. 3. u. 5 *d. H. Pap*). Diesen ungefähr gegenüber findet sich auf der Ventralseite die Gruppe der ventralen HICKSschen Papillen (Fig. 4 *v. H. Pap*). Beide Gruppen sind in zwei Längsreihen angeordnet. Der Name HICKSsche Papillen wurde von WEINLAND vorgeschlagen, nach ihrem Entdecker J. B. HICKS. Die dritte Papillenart kommt bei den von mir untersuchten Arten stets nur in der Einzahl vor. Diese Papille liegt, äußerlich unsichtbar, in der Furche vor der dorsalen Scapalplatte und zwar in der Höhe der vorletzten Reihe der scapalen Papillen. Wegen des unregelmäßigen Vorkommens dieser Papillenart, hinsichtlich Zahl und Anordnung, bei den verschiedenen Dipterenarten, hat WEINLAND (1890, S. 106) für sie den Namen: unbestimmte Papillen vorgeschlagen. Die Bezeichnung der scapalen und basalen Papillen stammt, wie schon hervorgehoben, von GRABER (1882), der zuerst den Dimorphismus dieser beiden Arten von Sinnesorganen erkannte. — Die letzte Art der äußerlich sichtbaren Sinnesorgane des Schwingers wurde bisher von sämtlichen Autoren nicht erkannt. Es sind dies die schon vorher erwähnten großen Borsten auf dem Köpfchen des Schwingers (Fig. 3—6 *SB*). — Die beiden äußerlich nicht hervortretenden Sinnesorgane endlich sind die chordotonalen Organe, deren Existenz zuerst LEYDIG nachwies. Seiner Lage nach wurde das eine dieser Organe, und zwar das große, zuerst von LEE (1885) beschrieben. Es liegt unter einer leicht zu erkennenden Chitinplatte an der Ventralseite des Schwingers (Fig. 4 und 6 *ch*), der

Stelle gegenüber, wo sich an der Dorsalseite die früher beschriebenen Gelenksäckchen befinden. Das Organ liegt, wie Weinland (1890, S. 89) erwähnt, bei allen Dipterenarten stets an dieser Stelle. Das zweite Chordotonalorgan, welches bedeutend kleiner ist als das erste, und das ich deshalb als kleines Chordotonalorgan bezeichnen will, liegt (bei den Musciden) etwa senkrecht zur Horizontalebene des Schwingers distal von dem ersten Chordotonalorgan, und zwar liegt seine basale Insertionsstelle direkt über dem hinteren Rande der Basalplatte und seine terminale Insertionsstelle direkt hinter dem proximalen Ende der ventralen Scapalplatte (in Fig. 3 u. 4 sind diese Insertionsstellen mit *Jb*, bzw. *Jt*, bezeichnet).

Überblicken wir jetzt das vorhin Gesagte, so können wir danach die Sinnesorgane der Halteren in folgende drei Gruppen zusammenfassen:

1) Papillen, das sind Sinnesorgane, die in besonderen eigentümlichen, papillenförmigen Cuticularbildungen endigen.
2) Sinnesborsten.
3) Chordotonale Organe.

Diese Reihenfolge wollen wir bei unseren weiteren Betrachtungen einhalten.

I. Papillen.

Nach ihrem äußeren Bau kann man diese Sinnesorgane wieder in zwei Gruppen sondern, nämlich:

in einen basalen Typus
und einen scapalen Typus.

Diesen Unterschied machte zuerst Graber (1882), während Hicks und Leydig der verschiedene Bau der Papillenarten noch unbekannt blieb. Zu dem scapalen Typus stelle ich nun außer den scapalen Papillen noch die Hicksschen Papillen, welche Graber übersah. Die unbestimmten Papillen werde ich im Anhang betrachten. Im allgemeinen muß ich sonst im Gegensatz zu Weinland hervorheben, daß im Bau aller Papillen ziemlich große Übereinstimmung herrscht. Da ich hinsichtlich des Baus der cuticularen Teile der Papillen mit Weinland im wesentlichen übereinstimme, so werde ich mich bei dessen Beschreibung möglichst kurz fassen. Zur Innervierung dieser Sinnesorgane möchte ich noch im voraus bemerken, daß, wie schon Lee und Weinland nachwiesen, zu jeder Papille nur eine Sinneszelle gehört, während nach vom Rath (1888) bei den Insekten in der Regel zu jedem Sinneshaar mehrere Sinneszellen hinzutreten sollen.

Die basalen Papillen.

Die basalen Papillen kommen, wie schon bemerkt, nur auf der Basalplatte des Schwingers vor. Das Chitin der Basalplatte, in welcher diese Papillen sitzen, ist äußerst dick. Will man eine grobe Beschreibung der Papillen geben, so kann man sagen, daß eine basale Papille gebildet wird durch ein ungefähr ovales Loch in der dicken Basalplatte, welches nach außen durch eine gewölbte Kuppel von dünnem Chitin abgeschlossen wird. Diese Kuppel erhebt sich nur wenig über die Oberfläche der Basalplatte (Fig. 33). Betrachtet man die Papillen an einem mit Kalilauge behandelten und mit Pyrogallussäure gefärbten Schwinger von oben, so sieht man bei hoher Einstellung des Tubus, daß die ovale Kuppel nach außen vollständig geschlossen ist. Weinland beschreibt die Papillen (1890, S. 111) folgendermaßen: ... »bei höchster Einstellung des Tubus sehen wir nur eine zarte runde Kuppel, welche aber, wie Graber richtig erkannte, an keiner Stelle durchbrochen ist. Stellen wir ein ganz klein wenig tiefer ein, so zeigt sich in der Längsachse der meist etwas oval erscheinenden Kuppel ein langgezogenes sehr schmales Oval, ähnlich einem Spalt mit parallelen Rändern, welches manchmal auf den ersten Blick, auch wie ein einfacher nicht zu schmaler Strich aussehen mag«. Dieser scheinbare Spalt mit parallelen Rändern ist zweifellos eine Verdünnung im Chitin der Kuppel, eine Rinne wie Weinland sich ausdrückt. Charakteristisch ist, daß diese Rinne gegen die Längsachse der inneren Papillenöffnung um etwa 45° gedreht ist (Fig. 27 u. 28). Auch ich konnte an mit Kalilauge behandelten und mit Pyrogallussäure gefärbten Schwingern diesen hellen Streifen in der Papillenkuppel bei hoher Einstellung beobachten. Obschon dies nun schlechterdings durch nichts anderes als eine Verdünnung (Rinne) im Chitin hervorgerufen sein kann, so gelang es mir gleich wohl nur sehr schwer, die wirkliche Existenz dieser Rinne auf den Schnitten nachzuweisen. Daß diese Rinne vom Chitin der Papillenkuppel durch einen kleinen Absatz und scharfe Ecken abgesetzt sei, wie Weinland (1890, S. 115) behauptet, muß ich ganz entschieden bestreiten. Nach meiner Vorstellung liegen die Verhältnisse vielmehr folgendermaßen: Die Kuppel der Papille wird von der äußeren Cuticularschicht gebildet, die sich, wie schon erwähnt, fast garnicht färbt und daher gelb aussieht; auch die tiefste Chitinlage zwischen den Papillen erscheint hier eigentümlicherweise stark lichtbrechend und ungefärbt, gelb. (In Fig. 32 u. 33 hell wiedergegeben.) Die dicke mittlere Lage des Chitins der Basalplatte wird dagegen von der stark färbbaren Cuticularschicht gebildet. Diese Schicht erstreckt sich nun auch noch unter die Kuppel der Papille (Fig. 32 u. 33), läßt aber in der Mitte einen schmalen Streifen frei, wodurch die fragliche Rinne entsteht. Da nun auch, wie wir nachher sehen werden, das intensiv färbbare Nervenende in diese Rinne hineinragt, so ist es äußerst schwierig eine gute Differenzierung der Farbe zu erhalten, welche diese Verhältnisse deutlich macht. Am besten konnte ich sie auf Schnitten quer zur Rinne nachweisen (Fig. 32). Fig. 33 zeigt dagegen die Verhältnisse auf dem Längsschnitt.

Da die Papillen in der Richtung der Schwingerachse etwas näher beisammen stehen als senkrecht dazu, so erscheinen sie in Längsreihen angeordnet (Fig. 3 u. 5). Zwischen den Papillenreihen stehen stets Reihen stärkerer Haare (Fig. 30), welche vermutlich eine Art Schutzorgan für die Papillen bilden. Nach Weinland (1890, S. 111) sind die Papillen nicht alle gleich groß, sondern nehmen nach dem distalen Ende der basalen Platte an Größe zu. Ich kann dies bestätigen. Ferner behauptete Weinland (1890, S. 114 u. 117), daß sich zwischen den Papillen Hohlräume befänden, welche scheinbar mit einer Flüssigkeit angefüllt seien; seine Fig. 71 Taf. XI gibt auch eine Abbildung dieser Erscheinung. Ich habe von diesen Hohlräumen nichts wahrnehmen können, sondern fand, daß zwischen den Papillen nur Chitin vorhanden ist. Die Anzahl der basalen Papillen gibt Weinland (S. 109) bei *Calliphora* auf 115, bei *Eristalis* auf 120—132 an.

Gehen wir nun zur Betrachtung des nervösen Teils der basalen Papillen über. Wie schon erwähnt, sendet der Hauptnervenstamm bald nach seinem Eintritt in die Haltere, eine Anzahl Nervenfasern nach der Dorsalseite, von denen jede in eine spindelförmige Sinneszelle übergeht (Textfig. 2). Das Plasma dieser Zellen (Fig. 30 und 31 *SZ*) wie das der anderen Sinnesorgane zeigt die bekannte Wabenstruktur. Die hellen, chromatinarmen Kerne (8—8,5 auf 7,5 μ groß) sind rundlich bis oval und enthalten meist ein bis zwei größere Nucleoli (Fig. 30 u. 31 *SZK*). Auf vertikalen Längsschnitten durch die Haltere der Musciden sieht man, daß sich die distalen Ausläufer der Sinneszellen (besonders die der Schwingerbasis nähergelegenen), mit schwach S-förmiger Krümmung den Papillen zuwenden (Textfig. 2). Bei den Syrphiden dagegen sind die distalen Sinneszellenfortsätze mehr gerade gestreckt und liegen ziemlich auf gleicher Höhe mit den zugehörigen Papillen. Besonders gilt dies von *Eristalis* (Fig. 31); weshalb sich deren Arten besonders gut zum Studium der Verbindung zwischen Sinneszellen und Papillen eignen.

Beim Eintritt in die Papille geht die Sinneszelle in das eigentliche Endorgan über. Betrachten wir einen mit Eisenhaematoxylin gefärbten Querschnitt durch den Schwinger, so bemerken wir folgendes: Bei seinem Eintritt in den Hohlraum der Papille geht der Sinneszellenfortsatz in ein Gebilde über, dessen Form man am besten mit einem Pilz vergleichen kann (Fig. 31 u. 33 *PK*). Das pilzförmige Gebilde färbt sich mit Eisenhaematoxylin intensiv schwarz, und bei guter Differenzierung der Farbe kann man daran noch folgende Abschnitte unterscheiden. Dem Fortsatz der Sinneszelle schließt sich zunächst ein dicker schwarzer Knopf oder Kügelchen (*Kn* Fig. 31—33) an; diesem folgt ein etwa nur halb so dicker Stiel (*St*), auf welchem der Hut des pilzförmigen Körperchens aufsitzt (Fig. 32 u. 33 *HPK*). Dieser Hut geht nun in einen blattförmigen Fortsatz (*L*) über, der in die oben beschriebene Rinne der Papillenkuppel eindringt und sich an die Cuticula befestigt. Dieser Fortsatz ist etwas weniger stark mit Eisenhaematoxylin färbbar als die übrigen Teile des Endorgans. Je nach der Richtung, in welcher der Schnitt die Papille getroffen hat, ist das Bild des Endorgans verschieden. Auf Schnitten, welche quer zur Papillenrinne gerichtet sind (Fig. 32), geht von dem Hut des pilzförmigen Körperchens (*HPK*), der etwa hufeisenförmig und nicht sehr breit erscheint, ein schmaler Fortsatz (*L*) aus. Betrachtet man dagegen einen Schnitt, der in der Richtung der Rinne geführt wurde (Fig. 33), so erscheint der Hut breiter und flacher, woraus wir schließen müssen, daß er nicht kreisrund, sondern elliptisch sein muß. Der Fortsatz (*L*) dagegen erscheint als eine distal sich verbreiternde Lamelle. Hieraus geht also hervor, daß der Fortsatz eine Art fächerförmige Lamelle darstellt, deren Längsausdehnung mit der Rinne zusammenfällt.

Das ganze Endorgan ist stets von einer zarten Hülle umgeben, welche sich vom Knopf ab sehr stark abhebt, und die ich von hier distalwärts bis zum Hutrand des pilzförmigen Körperchens stets verfolgen konnte. Es ist die Fortsetzung der Nervenhülle (Fig. 30—33 *NH*). Die einzelnen Nervenfasern sowie der ganze Nerv sind von einer solchen Hülle umgeben, deren zellige Natur aus den zwischen den Nervenfasern wie an seiner Peripherie sehr häufig vorkommenden Kernen deutlich hervorgeht. Diese Kerne sind langgestreckt und flach, und meist ziemlich chromatinreich (Fig. 13 *NHK*). Die Nervenhülle setzt sich nun auch auf die Sinneszellen, ihre Ausläufer und die Endorgane fort. Sie ist jedoch an den Sinneszellen nicht leicht nachzuweisen, da sie hier sehr zart ist, und nur selten Kerne enthält. Immerhin gelang es mir doch einige Male, solche Kerne nachzuweisen, welche der Sinneszelle flach anlagen (Fig. 36 ,38 u. 39 *NHK*) und die Anwesenheit der Hülle unzweideutig erwiesen. Sonst ist, wie gesagt, diese Hülle auf Schnitten, welche die Sinneszellen der Länge nach treffen, nur sehr schwierig zu erkennen. Man bemerkt sie nur auf besonders günstigen Schnitten, als hellen, schwach gefärbten Saum an den Rändern der Sinneszelle. Bedeutend besser dagegen ist sie meist auf Querschnitten der Sinneszellen zu sehen; sie erscheint dann als heller Hof um die Sinneszelle (Fig. 29 *NH*).

Wir fanden vorhin, daß der Hut des pilzförmigen Endorgans nicht rund sondern elliptisch sein muß, und distal in eine Lamelle ausläuft. Horizontale Längsschnitte durch die Haltere, welche also die Papillen von der Fläche und die Nervenenden quer treffen, bestätigen dies (Fig. 27 u. 28). Der Schnitt (Fig. 27), der die Papillen getroffen hat, zeigt uns bei hoher Einstellung des Tubus die ovale Kuppel der Papille und in ihr einen breiten Strich, welcher bei Eisenhaematoxylinfärbung schwarz erscheint. Es ist dies die Insertionsstelle der Lamelle (Fig. 27 *JL*). Senkt man den Tubus etwas, so wird dieser Strich breiter und kürzer und geht schießlich in ein tief schwarz gefärbtes ovales Gebilde über, den Hut des pilzförmigen Körperchens (Fig. 28 *HPK*). Bei weiterem Hinabgehen bemerkt man den kreisförmigen Querschnitt des Stiels (Fig. 28 *St*), der von der Nervenhülle (*NH*) ringförmig umgeben ist. Noch etwas tiefer folgt dann der Querschnitt des schwarzen Knopfs (Fig. 28 *Kn*) und auf tieferen Schnitten, die Querschnitte durch den Sinneszellenfortsatz (Fig. 29 *SZF*), in welchem mitunter eigentümliche intrazelluläre Bildungen auftreten, indem sich das Plasma in der Mitte etwas verdichtet, nach dem Rande zu dagegen spärlich verteilt ist. Hervorzuheben ist noch, daß ich mitunter (sowohl bei Färbung mit Weigert als mit Eisenhaematoxylin), ein dünnes Achsenfädchen in dem Sinneszellenfortsatz wahrnehmen konnte, das sich an den Knopf des pilzförmigen Körperchens ansetzte. Allerdings fand sich dies weniger häufig in den basalen Papillen als bei den später zu besprechenden scapalen. Vielleicht hängt diese Erscheinung mit jenen eigentümlichen Intrazellularbildungen zusammen, so daß das zarte Fädchen vermutlich durch eine Plasmastruktur des Sinneszellenfortsatzes gebildet wird.

Da Weinland eine von der meinigen sehr abweichende Darstellung der Endorgane gibt, so will ich diese hier anführen. Er beschreibt den Nervendapparat der basalen Papillen von *Calliphora* (S. 115) folgendermaßen: »Die zur Ganglienzelle führende Nervenfaser tritt frei in die Mitte des im allgemeinen Körperchitin befindlichen, den Anfang der Papille bildenden Loches ein. Die Wände der Papille begleitet, denselben ziemlich eng anliegend, eine zarte Hypodermisfortsetzung, welche sich, je nach der Dicke des Körperchitins, bald früher oder später, aber immer noch vor der Stelle, wo die Papille über dasselbe hinausragt, mit dem Nerv zu einem Kissen verbindet. Aus diesem Kissen geht in der Mitte ein scharf begrenzter Stab hervor; vom Rande des Kissens setzt sich eine sehr zarte Haut nach oben, sich trichterförmig ausbreitend, fort, bis sie an dem Chitin der Kuppe sich befestigt. Diese Kuppe enthält . . . eine Rinne, . . . welche nach außen verschlossen ist. Die inneren Ränder sind es, an welchen die oben erwähnte zarte Haut ansetzt, während der Stift in die Rinne hineinreicht. Die ganze Stelle der Papillenkuppe, unter welcher sich die Rinne befindet, ist meistens etwas erhöht, durch einen kleinen Absatz von dem übrigen Kuppenchitin unterschieden. An beiden Enden der Rinne befindet sich je ein scharfes deutliches Eck.« (Vergleiche bei WEINLAND Fig. 71.)

Wenn ich diese Darstellung WEINLANDS mit meinen Ergebnissen vergleiche, so könnte das Kissen, welches er beschreibt, mit dem Hut des pilzförmigen Endapparates identisch sein. Dieser hat jedoch, wie auch aus seiner intensiven Färbbarkeit mit Eisenhaematoxylin hervorgeht, mit irgend welchen Elementen der Hypodermis nichts zu tun. Die zarte Haut, welche das Kissen mit den Rändern der Rinne verbinden soll, ist jedenfalls identisch mit der von mir beschriebenen Lamelle des Endorgans. Diese ist aber völlig massiv und kein hohler Trichter; von einer trichterförmigen Ausbreitung kann man auch nicht reden, oder wenigstens findet eine solche nur in einer Ebene, nämlich in der Richtung der Rinne, statt (Fig. 33). Einen in die Rinne hineinragenden Endstab habe ich niemals wahrnehmen können. Deshalb muß ich wohl annehmen, daß er in Wirklichkeit nicht existiert. Was die Ausbildung der Rinne betrifft, so habe ich darüber bereits früher gesprochen.

Eine sehr abweichendere Darstellung gibt LEE (1885, S. 373—378) vom Bau der basalen Sinnesorgane. Er ist, im Gegensatz zu WEINLAND und GRABER (1882) der Ansicht, daß die Papillen sich in einem Spalt nach außen öffnen. Von diesem Spalt aus soll ein Trichter in die Papille hineinragen, welcher am Grunde von einem ringförmigen Plasmawulst, den LEE, ebenso wie später WEINLAND, als Abkömmling einer Hypodermiszelle betrachtet, geschlossen ist. An diesen Plasmawulst tritt der Nerv heran. (Vgl. bei LEE 1885, Fig. 12.) Als eigentliches Nervenende aber beschreibt er ein Härchen, welches dem Grunde des Trichters aufsitzen und mitunter sogar aus dem Spalt herausragen soll. Schon WEINLAND wies nach, daß LEE sich getäuscht habe, und daß weder eine Öffnung der Papille nach außen noch ein Härchen darin existiere. Außerdem scheint LEE der Ansicht zu sein, daß die Papillen als hohe Ausstülpungen mit ihrer ganzen Größe über die Oberfläche der basalen

Platte emporragen. Wenigstens muß ich das aus seinen Fig. 11 u. 12 entnehmen. Dies entspricht aber durchaus nicht der Wirklichkeit, vielmehr ragt nur die Kuppel der Papille etwas über die Oberfläche der Cuticula hervor. (Fig. 32 u. 33). Die dicken Chitinwände zwischen den Papillen hat LEE also garnicht beobachtet.

Sowohl LEE wie WEINLAND sind sich über das Verhalten der Nervenhülle und auch der Hypodermis in der Region der Papillen nicht klar geworden. WEINLAND schreibt hierzu (S. 118): »die Nervenfaser jeder Papille findet sich eingeschlossen in einem Kanal, dessen zellhaltiges Gewebe einerseits mit der Hypodermis, und andererseits mit dem die Ganglienzelle umhüllenden Bindegewebe in Zusammenhang steht.« Zu dieser merkwürdigen Auffassung kann ich nur bemerken, daß die Nervenhülle mit der Hypodermis nichts zu tun hat. Wie ich schon vorher ausführlich beschrieb, geht die Hülle, welche die Sinneszelle samt ihren Ausläufer schlauchartig umhüllt, aus der Nervenhülle, dem Neurilemm, hervor. Über die Hypodermis unter den Papillen finden sich sonst keine näheren Angaben bei LEE und WEINLAND, obwohl ihr Verhalten äußerst bemerkenswert ist. Eine typische Hypodermis, wie man sie sonst unter der Cuticula findet, fehlt nämlich unter den Papillen. Man sucht vergebens nach den wie sonst der Cuticula eng anliegenden langgestreckten Kernen der Hypodermis, dagegen liegen in größerer Tiefe, von der Cuticula weit entfernt, zwischen den Fortsätzen der Sinneszellen stets kleinere chromatinreiche Kerne von meist rundlicher Gestalt (Fig. 30 u. 31 *ZwZK*). Lange Zeit konnte ich über diese Verhältnisse nicht ins Klare kommen, bis ich schließlich entdeckte, daß die Hypodermis unter den Papillen eine merkwürdige Umwandlung erfahren hat. Die Hypodermiszellen liegen nämlich nicht mehr als flache Gebilde mit langgestreckten Kernen dem Chitin an, sondern hängen gleichsam wie lange Säcke unter den Papillen (Fig. 31 *ZwZ*). Zu jeder Papille gehört eine solche Zelle, welche ungefähr bis zur Region der eigentlichen Sinneszelle hinunterreicht, und erst hier, also gleichsam am Boden des Sackes, liegt meist der Kern. — Bei *Eristalis* dagegen fand ich die Kerne mitunter auch etwas höher, etwa in der Mitte der Zelle liegen (Fig. 31 *ZwZK*). Dort, wo die Papillen am Rand der Basalplatte aufhören, stehen diese Zellen direkt mit der übrigen Hypodermis in Verbindung. Jede solche Zelle schließt die Höhlung der zugehörigen Papille vollständig von dem Innern des Schwingers ab. Direkt unter der Papille (Fig. 31) ist sie sehr plasmaarm. Ihre Grenzen treten scharf hervor, und oft kann man an diesen eine eigentümliche Struktur wahrnehmen, nämlich eine kurze

Streifung, welche schief von der Zellwand weg nach der Papille zu gerichtet ist (Fig. 30 u. 37). Weiter nach dem Grunde der Zelle zu, und besonders in der Umgebung des Kernes ist das Plasma aber dichter. Sehr schön treten diese Zellen bei der Färbung mit Erythrosin hervor. Sie nehmen hierbei eine intensiv rote Farbe an, während die Sinneszellen meist einen grau-violetten Farbenton haben. Da nun diese Zellen die Papillen nach innen vollständig abschließen, so müssen die Sinneszellenausläufer sie notwendigerweise durchbrechen um in die Papillenhöhle zu gelangen. Dies geschieht auch, und zwar meist nicht direkt unten am Grunde der Zelle, sondern an ihrer Seitenwand. Der Sinneszellenfortsatz läuft zunächst proximal eine Strecke weit zwischen den Zellen hindurch und dringt alsdann erst seitlich in sie hinein (Fig. 29 unten rechts). Nachdem er in die Zelle gelangt ist, liegt er zunächst noch deren Wand an, tritt jedoch allmählich in die Achse der Zelle und endlich aus ihr heraus in die Papillenhöhle. Auf Längsschnitten ist dies jedoch nicht leicht zu verfolgen, besonders gut dagegen auf Querschnitten, d. h. auf horizontalen Längsschnitten des Schwingers.

Auf Fig. 29 sehen wir dicht unter der Cuticula vier solcher Hypodermiszellen von fast Parallelogramm-artigem Querschnitt, eng beieinander liegen. Die Zelle unten links in der Figur, ist direkt unter der Papille geschnitten worden. Wir sehen in ihr wenig Plasma; in der Mitte liegt der von seiner Hülle umgebene Sinneszellenfortsatz (*SZF*). In den beiden oberen Zellen haben sich die Fortsätze der Sinneszellen schon der Wand der hypodermalen Zelle genähert; meist rücken sie dabei in eine Kante der Zelle hinein. In der Zelle rechts unten endlich sehen wir, wie gerade der Sinneszellenfortsatz die Zelle in der Ecke durchbricht.

Da der Raum zwischen den zahlreichen Sinneszellenfortsätzen sehr beschränkt ist, so liegen alle diese Hypodermiszellen dicht an einander und sind auch mitunter etwas verlagert, so daß es oft schwer fällt zu sagen, zu welcher Papille eine Zelle gehört. Wie schon hervorgehoben liegen die Zellen zum größten Teile zwischen den Sinneszellen, bzw. deren Ausläufern, und umschließen nur deren distalsten Teil. Ich habe sie daher als Zwischenzellen bezeichnet. Der Name darf jedoch nicht irreführen, die Zwischenzellen liegen nicht zwischen den Papillen, sondern direkt unter ihnen und schließen die Papillenhöhlen nach innen ab. Diese merkwürdige Beschaffenheit der Hypodermis hat offenbar die Bedeutung, einen Stützapparat für die Sinneszellenfortsätze zu bilden.

Dem Sinneszellenfortsatz gegenüber, in der andern Ecke der

Zwischenzelle, fand sich oft in einem auf dem Querschnitt runden Hohlraum des Plasmas ein dunkler Punkt (Fig. 29 *x*). Auf Längsschnitten ließ sich mitunter erkennen, daß dies ein feines Fädchen ist, welches von der Cuticula aus nach dem Grunde der Zelle zieht. Über die Bedeutung dieses Gebildes bin ich vollständig im Unklaren.

Eine andre Eigentümlichkeit sei hier gleich noch erwähnt. Man findet nämlich häufig bräunliches Pigment zwischen den Zellen der Sinnesorgane, und zwar, wo es auftritt, meist in der Gegend der Sinneszellen, so daß letztere davon eingehüllt werden (Fig. 30 *Pig*). Da ich häufig Kerne in dem Pigment fand, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß es besonderen verästelten Pigmentzellen angehört.

Die scapalen Papillen.

Wie schon erwähnt, haben die übrigen Papillenorgane, außer den sogenannten unbestimmten, im wesentlichen alle denselben Bau. Die dorsalen und ventralen scapalen Papillen sind vollständig gleichartig gebaut, weshalb man sie bei der Besprechung zusammenfassen kann. Von den basalen Papillen weichen sie jedoch in ihrem äußern Bau sehr ab.

Von den beiden scapalen Platten liegt die ventrale völlig frei auf der Oberfläche des Schwingers; sie ist von vorn nach hinten stark gewölbt und distalwärts ein wenig schief zur Schwingerachse abfallend (Textfig. 2). Die dorsale Scapalplatte liegt in ihrem proximalen Abschnitt in der vor ihr liegenden tiefen Längsfurche verdeckt (Fig. 9 *d. Scap. Pap*). Ihr proximales Ende krümmt sich etwas von der Schwingerlängsachse ab nach vorn und oben, d. h. sie bildet hier eine Art Sattelfläche. Die Papillen sind auf den Scapalplatten in Querreihen geordnet und bei den von mir untersuchten Arten in diesen Reihen miteinander verwachsen. Letzteres ist nicht bei allen Dipteren der Fall, vielmehr liegen die Papillen bei manchen Arten, wie dies schon GRABER (1882) und später WEINLAND (1890) beschreiben, vollständig voneinander getrennt (z. B. bei den Tipuliden), während andre, wie die Asiliden und Tabaniden, in dieser Hinsicht eine Zwischenstellung zwischen den Tipuliden und Musciden und Syrphiden einnehmen, indem ihre Papillen nur teilweise miteinander verwachsen. GRABER erkannte dies zuerst und wies schon auf die phylogenetische Bedeutung dieser Erscheinung hin, indem er zeigte, daß diejenigen Formen, bei denen die Papillen nicht verwachsen sind (Tipuliden) zu den primitivsten Dipteren gehören, während bei den Musciden und Syrphiden, die als die höchst entwickelten aufzufassen sind, die Papillen verwachsen sind. Deshalb ist wohl anzunehmen, daß die einzelstehenden Papillen die ursprünglichere Form darstellen. Diese Verwachsung der Papillen erschwert das Verständnis ihres ohnehin komplizierten Baus sehr.

Schon bei flüchtiger Betrachtung der Papillen von oben sieht man, daß sie alle in der Mitte einen ca. 1,5—2 μ breiten Spalt besitzen (Fig. 34 *a*, *PR*). Dieser Spalt liegt bei fast sämtlichen scapalen Papillen parallel zur Schwingerachse, nur diejenigen, welche auf dem nach vorn gekrümmten proximalen Ende der dorsalen Platte liegen, weichen von dieser Richtung mehr und mehr ab, so daß bei einigen der Spalt fast senkrecht zur Schwingerachse liegt. Der Bau der Papillen ist äußerst kompliziert und schwer zu beschreiben. Betrachtet man die Papillen an einem Totalpräparat bei starker Vergrößerung ganz oberflächlich, so gewahrt man Reihen von Spalten, die von parallelen Rändern scharf begrenzt werden (Fig. 34 *a*, *PR*). Bei tieferer Einstellung erweitert sich der Spalt ein wenig, und es tritt in ihm ein längliches Chitinstück (*Hu*) hervor. Betrachten wir gleich einen vertikalen Längsschnitt durch die Haltere (Textfig. 2 und Fig. 38), so sieht man, daß jede Papillenreihe (wir sehen in Fig. 38 die Durchschnitte drei übereinanderliegender Papillenreihen) sich, entsprechend ihrem überhalbkreisförmigen Längsschnitt, etwa walzenförmig über die Oberfläche des Schwingers erhebt. Jede Papillenreihe stellt also ein etwa walzenförmiges Gebilde dar, das sich quer zur Längsachse des Schwingers erstreckt. In diesem walzenförmigen Gebilde finden sich nun nebeneinander die erwähnten parallelen Spalten, in deren Tiefe die Chitinstücke *Hu* liegen. Der Längsschnitt (Fig. 42) lehrt, daß das Chitinstück (*Hu*) von hufeisenförmiger Gestalt ist. Ein Querschnitt durch die Haltere, welcher also mehrere Papillen einer Reihe zeigt (Fig. 40 u. 41), läßt erkennen, daß die ganze Papillenreihe von einem komplizierten Faltensystem der Cuticula gebildet wird. Diese Falten schließen nach innen abwechselnd einen schmalen und einen weiten Hohlraum ein (Fig. 40 u. 41, 43). Über jedem weiten Hohlraum befindet sich außen einer der erwähnten Spalte, in dem das im Querschnitt abgerundet viereckige Chitinstück (*Hu*) steckt; der Spalt wird, wie Fig. 40 u. 41 zeigt, von zwei dicken Cuticularfalten gebildet, während das hufeisenförmige Chitinstück selbst das stark verdickte Mittelstück einer im übrigen Verlauf sehr zarten Falte ist. Diese Falte wird durch die zarten Chitinwände (*W*) gebildet, die das hufeisenförmige Chitinstück (*Hu*) mit den innern Rändern der Nachbarfalten in Verbindung setzen. Der von je zwei starken Chitinfalten eingeschlossene weite Hohlraum, mit dem Spalt und dem Hufeisen darin, bildet eine scapale

Papille. Die von jeder einzelnen starken Falte eingeschlossenen Hohlräume (Fig. 40 u. 41 *ZwR*) sind die Zwischenräume zwischen den Einzelpapillen. Wenn wir jetzt zum bessern Verständnis noch einmal die Papillen von oben betrachten, so sehen wir bei etwas tieferer Einstellung, daß die Papillenhöhle (*PHR*) nach innen an Weite zunimmt, in Fig. 34*c* erscheint sie noch oval, in Fig. 34 *d* rund, während die Zwischenräume (*ZwR*) etwa x-förmige Gestalt haben.

Jene zarten Wände (Fig. 43 *W*), welche das hufeisenförmige Chitinstück mit den tieferen Rändern der Papille verbinden, mit Sicherheit nachzuweisen gelang mir erst auf Schnitten von Kalilaugematerial, bei welchem also alle Weichteile entfernt waren (Fig. 43 zeigt die Abbildung eines solchen mit Gentianaviolett gefärbten Schnittes). Es tritt hier noch eine Erscheinung scharf hervor, welche an anderen Schnitten sehr selten, mitunter bei Eisenhaematoxylin-Färbung, sichtbar wird. Das hufeisenförmige Chitinstück besteht nämlich (wie Fig. 43 zeigt) aus zwei Leisten, welche eng aneinander liegen und nur an der Innenseite ein wenig voneinander getrennt sind, außen aber kontinuierlich zusammenhängen.

Über Zahl, Anordnung und Größe der Papillen bei den verschiedensten Arten, finden sich sehr eingehende Angaben in Weinlands Arbeit (1890), auf die ich verweise. Soweit ich Messungen angestellt habe, stimmen meine Ergebnisse mit denen von Weinland überein. Die Länge der Papillen beträgt zwischen 8—9 μ, ihre Breite 6—6,5 μ und ihre Höhe 6—7 μ. Die Breite des Spaltes ist etwa 2 μ, die des Hufeisens 1,5 μ. Wesentliche Unterschiede zwischen den Musciden und Syrphiden im Bau der Papillen konnte ich nicht konstatieren. Bei letzteren ist der Spalt gewöhnlich etwas breiter und das Hufeisen weniger dick, aber dem Spalt entsprechend etwas breiter. Die Fig. 40 u. 41 werden dies am besten erläutern.

Weinland (1890 S. 97) gibt von der Grundform einer scapalen Papille folgende Beschreibung, die ich hier wörtlich anführen will: »Zwei durch je eine Chitinduplikatur entstandene Lippen, welche miteinander eine halbkugelförmige Emporwölbung über das Körperchitin hervorbringen und eine etwas kleinere gleichartige Höhlung umschließen, reichen in ihrer Mitte nicht zusammen, sondern zwischen ihnen bleibt ein überall gleich breiter, übrigens schmaler Spalt übrig; die Enden der Lippen stehen sich dabei als ziemlich breite, durch zwei konzentrische Kreise begrenzte Flächen gegenüber. Die äußere Wand jeder Lippe geht an ihrem Grunde, wenn die Papillen nicht miteinander verwachsen sind, in das allgemeine Körperchitin über, sind die Papillen aber verwachsen, so wird sie mehr oder weniger rückgebildet. Die innere Wand jeder der beiden Lippen geht an ihrem Grunde nur an den beiden Anfangsstellen der Duplikatur in das allgemeine Körperchitin über, mit ihrer Fläche aber geht sie in ein zartes Chitinhäutchen über, welches, der inneren Wand der Papille nicht direkt anliegend, aber deren Gestalt ziemlich nachahmend nach oben strebt und daselbst in einer dicken Chitinleiste sein Ende findet. Diese Chitinleiste liegt in dem Spalt zwischen den beiden Lippen, sie hat im Längsschnitt der Papille gesehen, etwa Hufeisenform, ist zwischen den beiden schmalen, von der Duplikatur nicht überwölbten Stücke des Körperchitins eingespannt und an diesem ihren Anfang sehr dünn; sie liegt frei zwischen den beiden Lippenflächen, doch nicht bis zu deren oberflächlichen Rande reichend. In dieses innerhalb des von den Lippen umschlossenen Raumes befindliche Gebilde tritt nun, nach einer dünnen Verbindung mit der Hypodermis, die Nervenfaser ein und verbreitert sich am Ende desselben. Außerdem befindet sich, besonders an den Seitenwänden des Hufeisens, noch eine dünne Hypodermisschicht.«

Abgesehen davon, daß Weinland das hufeisenförmige Chitinstück im Papillenspalt als einheitlich beschreibt, stimmt seine Beschreibung mit dem von mir gefundenen überein. Die zu den scapalen Sinnesorganen gehörigen nervösen Endorgane sind denen des basalen Organs sehr ähnlich. Das dorsale scapale Organ wird nur vom Hauptnerven innerviert; das ventrale wird entweder völlig oder doch in seiner proximalen Partie bei *Sarcophaga* und *Calliphora* vom Nebennerven innerviert, der distale Teil dagegen vom Hauptnerven (Textfig. 2). Wie schon erwähnt, macht sich das auch darin bemerkbar, daß sich das ventrale Organ zunächst in einer besondern Kammer des Schwingers befindet, welche von der des dorsalen Organs durch eine Chitinwand getrennt ist. Hat aber der Nebennerv seine sämtlichen Fasern an das ventrale Organ abgegeben, so hört die Scheidewand auf, und der noch übrig bleibende Teil des Organs wird vom Hauptnerven innerviert. Dies trifft jedoch nur bei *Sarcophaga* und *Calliphora* zu, bei *Eristalis* und *Syrphus* dagegen wird das ventrale Organ ausschließlich vom Nebennerven versorgt.

An den distalen Abschnitten der scapalen Organe biegen die Sinneszellen vom Nerven aus fast rechtwinklig um, und ihre Fortsätze, welche ziemlich kurz sind, treten meist in geradem Verlauf in die Papille. Die Sinneszellen liegen daher hier meist ziemlich auf gleicher Höhe mit den zugehörigen Papillen, nur die distalsten liegen noch etwas distaler, so daß ihre Fortsätze mit einer nach der Basis des Schwingers gerichteten Krümmung zur Papille treten (Fig. 38). Weiter proximal haben die Sinneszellen, besonders die des Nebennerven, längere Fortsätze, welche ziemlich steil zur Papille aufsteigen und erst kurz vor ihrem Ende zur Papille umbiegen (Textfig. 2). Diese Anordnung der Sinneszellen hat erklärlicherweise ihren Grund in der gedrängten Anordnung der Papillen, weshalb den großen Sinneszellen, in dem nach oben immer schmäler werdenden Schwinger wenig Raum zur Verfügung steht. In dem Sinneszellenfortsatz konnte ich mitunter ein feines Achsenfädchen beobachten (Fig. 37 u. 39 *Ax*).

Unter jeder Papille finden wir auch hier jene umgewandelten Hypodermiszellen wieder, die wir schon vom Basalorgan als Zwischenzellen kennen. Wie in den basalen Papillen, so hängen auch an den scapalen die Zwischenzellen gleichsam wie Säcke an (Fig. 38 u. 39 *ZwZ*). Die Kerne befinden sich ebenfalls meist am Grunde der Zellen (Fig. 38 *ZwZK*), bei *Eristalis* liegen sie häufig auch höher (Fig. 39). Ein kleiner Unterschied der Zwischenzellen von denen des basalen Organs erklärt sich aus der Bauart der scapalen Papillen. Die Zwischenzellen dringen nämlich auch in die Hohlräume zwischen den Papillen (Fig. 40 *ZwR*) ein, um sich distal an deren Cuticula anzuheften. In jeden dieser Zwischenhohlräume dringen so die Zwischenzellen zweier benachbarter Papillen ein. Man ersieht auch hieraus, daß diese Zwischenhohlräume immer zwei Papillen gemeinsam angehören. Jeder dieser Zwischenräume ist, wie Weinland durch Vergleich mit den scapalen Papillen anderer Dipterenarten feststellte, phylogenetisch aus zwei ursprünglich getrennten Hohlräumen zweier benachbarter, einzelstehender Papillen entstanden zu denken, indem die Papillen näher zusammenrückten, und die trennende Wand der Zwischenräume rückgebildet wurde.

Der Sinneszellenfortsatz durchbricht die Zwischenzelle meist an ihrer proximalen, nach der Basis des Schwingers zu gerichteten Fläche. Direkt unter den Papillen liegen die Zwischenzellen eng aneinander; weiter nach innen zu werden sie jedoch von den Sinneszellen auseinander gedrängt; sie endigen proximal oft etwas spitz zulaufend, zwischen den Sinneszellen (Fig. 38).

Beim Eintritt in die Papille geht der Sinneszellenfortsatz in das eigentliche Endorgan über; dieses ist dem der basalen Papillen völlig ähnlich. Auf Querschnitten des Schwingers tritt jenes eigentümliche pilzförmige Gebilde auf, das auf einem dicken Knopf steht, und dessen Hut durch einen Fortsatz mit dem hufeisenförmigen Chitinstück des Papillenspalts zusammenhängt (Fig. 39 u. 41 *PK*). Längsschnitte (Fig. 38, 39 u. 42) zeigen, daß, ebenso wie bei den basalen Papillen, dieser Fortsatz aus einer fächerförmigen Lamelle (*L*) besteht, die vom Hut des pilzförmigen Körperchens (Fig. 40 *HPK*) ausgeht und sich an das Chitinhufeisen ansetzt. Betrachten wir Flächenschnitte des Organs, so sieht man bei Eisenhaematoxylin-Färbung unter dem Hufeisen zunächst einen breiten schwarzen Strich (Fig. 34*b* *L*), nämlich die

Ansatzstelle der Lamelle an dem hufeisenförmigen Cuticularstück. Etwas tiefer geht dieser Strich in ein Oval (Fig. 34*c*, *L*) und schließlich in einen Kreis über (Fig. 34*d*, *HPK*), d. h. den Hut des pilzförmigen Körperchens. Auf dem nächst tieferen Schnitt erscheint dann der Querschnitt des Stiels und schließlich der dicke schwarze Knopf (Fig. 35 *Kn*), umhüllt von der Nervenhülle (*NH*). Damit sind wir nun gleichzeitig aus der Papillenhöhle herausgelangt. Wir sehen jetzt die dicht aneinanderliegenden Zwischenzellen (Fig. 35 *ZwZ*), von fast rechteckigem Querschnitt, vor uns, deren Wände meist wieder jene, schon früher erwähnte, faserige Struktur besitzen. Zunächst in der Mitte der Zwischenzelle, tiefer aber ihrer proximalen Wand anliegend, finden wir den Querschnitt des Sinneszellenfortsatzes (*SZF*), welcher von der Nervenhülle umgeben ist. Gleichzeitig findet sich auch hier wieder in einem vacuolenähnlichen Hohlraum des Plasmas der Zwischenzelle jenes merkwürdige Fädchen (*x*). Auf Längsschnitten habe ich das Fädchen als Ganzes nur selten entdecken können.

Zwischen den Papillenreihen stehen, wie an dem basalen Organ, auch hier Reihen stärkerer Haare (Fig. 38 u. 39).

Wie erwähnt, gab WEINLAND (1890) eine ähnliche Beschreibung der nervösen Endapparate der Papillen, abgesehen von Einzelheiten, wie z. B. seine Fig. 56 u. 68 Taf. IX zeigen. Das pilzförmige Körperchen hat er nicht gesehen. Er läßt vielmehr, außer auf Fig. 56, den Sinneszellenfortsatz direkt an die hufeisenförmige Chitinleiste herantreten.

Eine etwas abweichendere Darstellung gab LEE (1885, S. 379—386). Im großen und ganzen gleicht sie allerdings auch der WEINLANDS, doch ist LEE der Ansicht, daß das hufeisenförmige Chitinstück außen der Länge nach gespalten sei. Dadurch entständen zwei Lippen, zwischen denen der Nerv einträte, der nach LEES Vermutung hier in einem feinen Härchen endigen soll (vgl. seine Fig. 17), weil LEE eben annimmt, die Papille sei ein Geruchsorgan. Daß von einem solchen Härchen nichts zu entdecken ist, hat bereits WEINLAND nachgewiesen. Daß das Hufeisen zwar aus zwei Leisten besteht, habe ich schon vorher erwähnt, diese gehen aber gerade außen glatt ineinander über und sind nur an der Innenseite etwas voneinander getrennt.

Die HICKSschen Papillen.

Als »HICKSsche Papillen« bezeichnet WEINLAND je eine Gruppe von Sinnesorganen an der Dorsalseite und Ventralseite des Schwingers. Dorsal liegen sie meist in zwei Längsreihen angeordnet vor dem basalen

Organ (Fig. 3 *d. H. Pap*), die ventralen liegen den dorsalen fast direkt gegenüber (Fig. 4 *v. H. Pap*). Ihre Zahl ist im Verhältnis zu der der scapalen Papillen gering. Nach WEINLAND beträgt sie bei *Calliphora* ventral 19, dorsal 17. In ihrem Bau unterscheiden sich die HICKSschen Papillen kaum wesentlich von den scapalen, so daß sie eigentlich von diesen nur in ihrer Stellung differieren. Ein kleiner Unterschied wird dadurch bedingt, daß die HICKSschen Papillen nicht wie die scapalen vollständig über die Cuticularoberfläche hinausragen, sondern mehr oder weniger in die Cuticula eingesenkt sind (Fig. 46). Sie stehen vereinzelt oder zu zweien nebeneinander (Fig. 44—46). Ferner sollen nach WEINLAND (1890, S. 104) die Ränder des Papillenspalts bei einigen Dipteren (*Eristalis*) nicht vollständig parallel sein, sondern nach der Schwingerbasis etwas konvergieren; ich konnte mich davon nicht sicher überzeugen. Sonst zeigen die HICKSschen Papillen genau den Bau der scapalen, wie die Fig. 40 u. 44—46 zeigen. Auch bei ihnen geht der Sinneszellenfortsatz in das eigentümliche pilzförmige Körperchen (*PK*) über, das sich mit einer Lamelle an das hufeisenförmige Chitinstück (*Hu*) ansetzt. Letzteres besteht ebenfalls aus zwei Leisten. Die Innervierung der dorsalen HICKSschen Papillen erfolgt, wie bereits erwähnt wurde, durch den Hauptnerven, die der ventralen durch den Nebennerven (Textfig. 2).

LEE (1885) scheinen die dorsalen HICKSschen Papillen ebenfalls bekannt gewesen zu sein. Er spricht nämlich von zwei basalen Platten. Wenn er aber behauptet, daß diese beiden gleichen Bau hätten (S. 373), »Les deux plaques basales ayant la même structure, il suffit d'en étudier une«, so bleibt mir das unverständlich.

Die unbestimmten Papillen.

Es bleibt nun noch die letzte Gruppe von Papillen zu besprechen, für welche WEINLAND den Namen »unbestimmte Papillen« vorschlug mit Rücksicht auf ihre Zahl und Anordnung. Sie kommen bei den verschiedenen Dipterenarten in sehr verschiedener Anzahl vor, aber stets nur auf der Dorsalseite und zwar vor dem scapalen Organ. Nach WEINLANDS Untersuchungen sind sie nie miteinander verwachsen, sondern stehen, wenn mehrere vorhanden sind, meist in größerer Entfernung voneinander. Bei den von mir untersuchten Arten kommt stets nur eine einzige solche Papille vor; sie liegt vor dem dorsalen Scapalorgan, direkt neben der vorletzten scapalen Papillenreihe (Fig. 47) und ist stets von mehreren stärkeren Haaren umgeben. In der Flächenansicht erscheint die Papille fast kreisrund und beträchtlich größer als die scapalen Papillen. Ihr Bau ist aus dem Totalbild wie aus Schnitten leicht zu erkennen. In einer ringförmigen Erhebung des Chitins (Fig. 47—49 *CR*) ist eine nach außen gewölbte Chitinkuppel (*Ku*) eingespannt. In der Mitte der Kuppel befindet sich die kreisförmige Insertionsstelle des Sinneszellenfortsatzes (*J*). Bei manchen Arten, z. B. *Bibio*, sollen sich diese Papillen nach Weinland (S. 107) nicht im geringsten von den scapalen unterscheiden, während bei den meisten andern Arten die Papillen von ovaler Form sind, als Übergangsform zu der kreisrunden Form bei *Sarcophaga* und *Calliphora*. Demnach würde die Kuppel der unbestimmten Papille dem Hufeisen der scapalen entsprechen.

Die Kuppel, welche in der Mitte am dicksten ist, nach den Rändern zu aber dünner wird, hängt hier durch eine ganz dünne Chitinmembran mit dem Rand des ringförmigen Chitinwalls zusammen (Fig. 49). Über die Sinneszelle und Zwischenzelle ist nichts neues zu berichten; sie verhalten sich wie bei den andern Papillen (Fig. 48 *SZF* und *ZwZ*). Das Ende des Sinneszellenfortsatzes zeigt jedoch nicht die Differenzierung, die wir bei den andern Papillen fanden. Das pilzförmige Körperchen fehlt hier. Der Sinneszellenfortsatz setzt sich fast direkt an die Mitte der Chitinkuppel an; nur an seinem Ende läßt sich ein mit Eisenhaematoxylin stark färbbarer Knopf wahrnehmen (Fig. 48 *J*), an dem sich mitunter proximal noch ein kleiner Stiel, oder kurzer Achsenfaden ansetzt.

Ähnliche Sinnesorgane, wie die hier beschriebenen Papillen, sind bei den Insekten sehr verbreitet. Bei den Dipteren finden sie sich nicht nur auf den Halteren, sondern auch auf den Flügeln. Schon Hicks (1856) hat diese Organe gleichzeitig mit denen der Halteren aufgefunden. Später (1857) fand er auch ähnliche Gebilde auf den Flügeln der Hymenopteren und den Elytren der Käfer. Graber (1882) untersuchte diese »poriferen Vorkommnisse«, wie er sie nennt, etwas genauer. Es gelang ihm, außer bei den Dipteren, solche Gebilde noch auf den Flügeln der Käfer, Neuropteren, Hymenopteren, Pseudoneuropteren und Rhynchoten nachzuweisen. Bei den Orthopteren fand er sie nicht, und bei den Lepidopteren nur auf den Vorderflügeln. Weinland (1890), der auch diese Bildungen auf den Flügeln einiger Dipteren untersuchte, erwähnt, daß sie sowohl auf der Dorsal- als auch auf der Ventralseite des Flügels in Gruppen vereinigt stehen. Sie sollen den Papillen des Schwingers ziemlich ähnlich sein.

In neuerer Zeit sind solche Papillen von Günther (1901) auf den Schmetterlingsflügeln untersucht worden. Soweit ich aus seinen Abbildungen entnehmen kann, scheinen diese Sinneskuppeln den basalen Papillen des Schwingers wohl am nächsten zu stehen.

Kurz vor dem Abschluß der vorliegenden Arbeit erschien auch die bereits 1910 angekündigte über Sinnesorgane des Schmetterlingsflügels von Vogel (1911). Danach besteht in der Tat eine große Ähnlichkeit zwischen den Papillen des Schwingers und den Sinneskuppeln des Schmetterlingsflügels. Besonders bemerkenswert ist es, daß auch bei den letzteren ein Dimorphismus besteht; denn die Sinneskuppeln auf der Flügelbasis gleichen den basalen Papillen des Schwingers, während die Randkuppeln große Ähnlichkeit mit den unbestimmten Papillen aufweisen. In bezug auf die Endorgane unterscheiden sich jedoch diese Sinnesorgane von denen des Schwingers sehr wesentlich. Hierauf werden wir später noch einmal zurückkommen.

II. Die Sinnesborsten.

Die letzten der äußerlich sichtbaren Sinnesorgane, die am Köpfchen der Haltere befindlichen Sinnesborsten, sind bisher von keinem Autor als solche erkannt worden, obwohl die Borsten durch ihre Form und Größe sehr auffallen. Zum Teil hängt dies wohl damit zusammen, daß der im Stiel des Schwingers aufsteigende Nerv nicht gefunden wurde, — dessen Anwesenheit allerdings schon von Hicks vermutet wurde — denn wo kein Nerv mehr vorhanden sein sollte, konnte natürlich auch kein Sinnesorgan sein. Ich halte es aber auch für möglich, daß diese Borsten, die nach Weinlands Untersuchungen auf den Halteren aller Dipteren vorkommen, nicht bei allen Dipteren sämtlich Sinnesorgane sind, so z. B. bei *Tipula*, wo sich am ganzen Schwinger solche gelenkig eingefügten Borsten befinden. Wie schon erwähnt wurde, stehen die Borsten bei *Calliphora* und *Sarcophaga* in einer kleinen Gruppe von 4, bzw. 5, auf der Dorsalseite des Köpfchens, proximal von der tiefen Furche (Fig. 3 *SB*). Eine größere Zahl ist auf der Ventralseite der Endblase verteilt (Fig. 4 *SB*). Ähnlich ist die Verteilung bei *Syrphus* und *Eristalis* (Fig. 5 u. 6 *SB*). Die Borsten der Dorsalseite sind bedeutend länger als diejenigen der Ventralseite. (Dorsal bei *Calliphora* 44—55 μ, bei *Sarcophaga* sogar 54—65 μ, ventral dagegen nur etwa 27—30 μ.)

Die Borsten laufen spitz zu und besitzen scheinbar im Innern einen Kanal, der sich nach der Spitze zu ganz fein auszieht (Fig. 25). Daß breite Spirallinien über die Borste verlaufen, wie Weinland (S. 66) behauptet, konnte ich nicht wahrnehmen. Die Borsten sind in einer besonderen Gelenkgrube eingefügt. Letztere wird gebildet durch ein rundes Loch im Chitin, welches nach außen durch einen ringförmigen

Chitinwulst abgegrenzt wird (Fig. 25*G*). Der Wulst sowie die Sinnesborste färben sich nur schwach oder gar nicht und erscheinen daher stets gelb, besonders der Wulst hebt sich dadurch scharf vom übrigen Chitin ab. Die Borste, welche vor ihrem Grunde etwas eingeschnürt ist, ragt bis zur halben Höhe in die Chitingrube hinein und ist hier anscheinend durch zartes Chitin befestigt. Meist sind die Borsten ziemlich gerade gestreckt (Fig. 25), zuweilen auch wohl schwach gekrümmt (Fig. 26).

Wir haben früher gesehen, daß ein zarter Nerv von ca. 4—5 μ Dicke bis in das Köpfchen des Schwingers aufsteigt. Bevor dieser Nerv den Boden der Endblase durchbricht, gibt er einige Fasern nach der Dorsalseite ab, welche die dort befindlichen Borsten innervieren. Der übrige Teil des Nerven durchbricht mit der Trachee den dicken Hypodermisboden, steigt zunächst etwa bis zur Mitte der Endblase empor, wendet sich dann etwas ventralwärts und gibt überall zu den Borsten der Ventralseite Fasern ab. Schließlich findet er in den distalsten Borsten sein Ende.

Kurz unterhalb der Gelenkgrube geht die Nervenfaser in eine Sinneszelle über, deren distaler Fortsatz die Hypodermis durchbricht, in die Grube hineinragt und sich an die Borste ansetzt (Fig. 25 u. 26). Der Bau der Sinneszellen (*SZ*) ist der gewöhnliche, wie er bereits früher beschrieben wurde; sie besitzen einen großen rundlich-ovalen und blassen Kern (*SZK*). An jeder Borste fand ich stets nur eine Sinneszelle. Nicht immer sind die Sinneszellen leicht zu finden, da sie oft gegen die Borste etwas verlagert oder durch Kerne von Hypodermiszellen fast vollständig verdeckt sind. Zu jeder Borste gehören meist zwei oder drei Hypodermiszellen, welche in die Gelenkgrube hineinragen und deren Wände auskleiden. Daß die Sinneszelle auch hier von einer Nervenhülle umgeben ist, bedarf wohl nur eines Hinweises. Wie Fig. 26 zeigt, findet man häufig die flachen Kerne der Hülle (*NHK*) der Sinneszelle anliegen.

Eine Besonderheit muß ich hier noch erwähnen. In dem Nerven der Endblase fand ich, weit von der Cuticula entfernt, häufig in einer kleinen Anschwellung einen großen, rundlichen und hellen Kern liegen, der von mehreren dunkleren Kernen umgeben war, welche jedenfalls der Nervenhülle angehörten. Meist gingen von einer solchen Stelle mehrere Fasern zu den Borsten aus. Diese Kerne hatten große Ähnlichkeit mit den Kernen der Sinneszellen, so daß es sich hier möglicherweise um Ganglienzellen handelt, die im Nerven eingeschaltet sind.

Ihrer Funktion nach sind die Sinnesborsten jedenfalls als Organe eines Tastsinnes zu betrachten, da bei ihrem groben Bau eine Aufnahme feinerer Sinneseindrücke wohl schlecht möglich erscheint. Derartig gelenkig eingefügte Borsten sind bei den Insekten sehr verbreitet, aber bisher noch relativ wenig beschrieben worden. Auch auf den Fühlern der Fliege kommen solche noch größere Borsten vor. Röhler (1906) z. B. erwähnt sie auf den Antennen von *Calliphora vomitoria*, betont aber dabei ausdrücklich, daß sie nicht innerviert seien. Vom Rath (1888) beschreibt ähnliche, aber schlankere Borsten auf den Caudalanhängen von *Gryllus domesticus*, die ebenfalls, wie die Sinnesborsten der Halteren, nur von je einer Sinneszelle innerviert werden.

III. Die chordotonalen Organe.

Die chordotonalen Organe des Schwingers wurden bisher nur von Leydig und Lee untersucht. Beide beschränken sich jedoch im wesentlichen darauf eine Beschreibung der Gehörstiftchen sowie der Lage der Kerne zu geben. Weinland erwähnt nur das Vorhandensein eines solchen Organs; eine nähere Untersuchung hat er nicht vorgenommen. Ich habe deshalb diese Organe bei meinen Untersuchungen besonders berücksichtigt, zumal gerade in neuerer Zeit in der Histologie jener Organe bei den Orthopteren bedeutende Fortschritte gemacht wurden.

Die Bezeichnung »chordotonale Organe« rührt von Graber (1882) her, welcher als erster in einer ausführlichen Arbeit über Form und Vorkommen dieser merkwürdigen Organe berichtete. Er fand, daß chordotonale Organe nicht nur in den Gehörorganen der Orthopteren vorkommen, aus denen man sie bereits kannte, sondern daß sie auch bei den übrigen Insekten und deren Larven vorhanden sind. Sie zeigen im wesentlichen stets denselben Bau. Eine Sinneszelle, oder Ganglienzelle, wie Graber sie nennt, läuft distal in einen langen, gerade gestreckten Endschlauch (Fortsatz) aus, der an seinem Ende am Integument befestigt ist. In diesem Endschlauch liegt das für jedes chordotonale Organ typische, stark lichtbrechende, stiftförmige Körperchen oder der Skolopophor. An seinem proximalen Ende setzt sich an den Endschlauch ein faseriges Gebilde, das Chordotonalligament, wie es Graber nennt, das sich ebenfalls an dem Integument befestigt und so den Endschlauch gewissermaßen aufspannt. Diese eigentümliche Aufspannung gab Graber den Anlaß zum Vergleich mit der aufgespannten Saite eines Klaviers. Er nahm an, die aufgespannten Endschläuche würden durch Schallwellen in Schwingungen versetzt werden können und dadurch dem Insekt Schallempfindungen vermitteln. Die eigentümliche saitenartige Aufspannung bewog ihn ferner, für alle derartigen Organe, welche die gleichen eigentümlichen stiftförmigen Körperchen besitzen, gleichgültig ob sie in einem typischen Gehörorgan oder sonst wo im Körper des Insekts vorkommen, den Namen chordotonale Organe einzuführen.

Die Stifte oder Skolopophore unterscheidet GRABER wieder in mono- und amphinematische. Mononematische (einfädige) Stifte sind solche, die nur an einem Faden im Endschlauch befestigt sind, welcher vom Stiftkopf centripetal, d. h. zur Sinneszelle hin verläuft. Bei den amphinematischen oder zweifädigen geht außerdem noch der Kopf des Skolopophors in einen distal verlaufenden Faden über, so daß der Stift hier durch zwei Fäden im Endschlauch gespannt gehalten würde. Diese letzteren sollen jedoch nach GRABER seltener vorkommen, und meist sind auch seither die chordotonalen Stifte als mononematisch beschrieben worden. Doch bemerkte schon LEE (1884) in: »Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane« (S. 138), er sei zu dem Resultat gekommen, daß alle chordotonalen Stiftchen überhaupt amphinematisch seien, d. h. also, sowohl proximal wie distal durch ein Fädchen im Endschlauch befestigt seien.

Seit der Arbeit von GRABER sind in neuerer Zeit keine umfassenderen Arbeiten über die chordotonalen Organe allgemein mehr erschienen. Eine solche wurde 1905 von RADL angekündigt, ist aber bisher noch nicht veröffentlicht worden. Dagegen haben sich seither verschiedene Arbeiten mit den Chordotonalorganen in den Gehörorganen der Orthopteren beschäftigt. Zwei davon will ich als besonders wichtig für die allgemeine Histologie der Chordotonalorgane hier anführen. Das ist erstens die Arbeit von N. v. ADELUNG (1892). Diese Arbeit gab zum ersten Male eine genauere Histologie der sogenannten Endschläuche. ADELUNG stellte für die sogenannte Crista der Locustiden fest, daß der distale Fortsatz der Sinneszelle, welcher das stiftförmige Körperchen enthält, stets von zwei charakteristischen Zellen umhüllt ist, der Hüllzelle und der Deckzelle, und wies zuerst einwandfrei die Verbindung der Sinneszelle mit dem Stift nach. Gleichzeitig entdeckte er in den stiftförmigen Körperchen die nach innen hervorragenden Wandverdickungen, die Rippen oder Leisten. Die zweite Arbeit, die ich hier anführen möchte, ist von J. SCHWABE (1906): In dieser äußerst umfangreichen Arbeit hat SCHWABE mit Hilfe der modernen Technik die Ergebnisse ADELUNGS erweitert und vor allem eine ganz neue Darstellung der stiftförmigen Körperchen gegeben.

Dies sind die Arbeiten, die ich bei meinen Untersuchungen der Chordotonalorgane des Schwingers hauptsächlich berücksichtigte. Erwähnen möchte ich nochmals, daß ich meine Ergebnisse nur der Eisenhaematoxylin-Färbung verdanke. Es ist die einzige Färbung, mit der ich etwas erreichen konnte, und welche die eigentümlichen Nervenendapparate scharf und deutlich hervortreten läßt.

Wie ich schon oben erwähnte, besitzt der Schwinger zwei chordotonale Organe, welche sowohl wegen ihrer Lage als auch wegen der verschiedenen Form ihrer Stifte voneinander zu sondern sind. Ich will sie daher auch getrennt nacheinander behandeln. LEYDIG hat bereits diese beiden verschieden gestalteten Arten von »Gehörstiften« entdeckt. Er hielt sie bekanntlich für die zu den Papillen gehörigen Nervenendigungen. Er läßt sich jedoch nicht darüber aus, wie man sich diese Verbindung vorzustellen habe, d. h. ob, wie GRABER sagt (1882, S. 575), jedem Bläschen (Papille) nur je ein Skolopophor entspricht, oder ob die Zahl der Skolopophoren größer ist als jene der Bläschen. — Ersteres erschiene wohl plausibler; dann wäre es allerdings höchst sonderbar, daß es LEYDIG nicht aufgefallen sein sollte, daß die Zahl der schlanken Gehörstifte, die er selbst auf ungefähr 12 schätzt, in keinem Verhältnis steht zu der großen Anzahl einer der beiden Papillenarten. GRABER (1882, S. 582) hat dies in der Tat übersehen. Ihm gelang es allerdings nicht, die Gehörstiftchen zur Ansicht zu bringen, deshalb griff er auf die Untersuchungen LEYDIGS zurück und betonte die ihm wichtige Tatsache, daß dem Dimorphismus der Papillen (basale und scapale) auch ein Dimorphismus der Gehörstifte entspreche. Er hielt es deshalb für höchst wahrscheinlich, daß die spitzköpfigen Stifte zu den scapalen und die rundköpfigen zu den basalen Papillen gehörten.

Das große Chordotonalorgan.

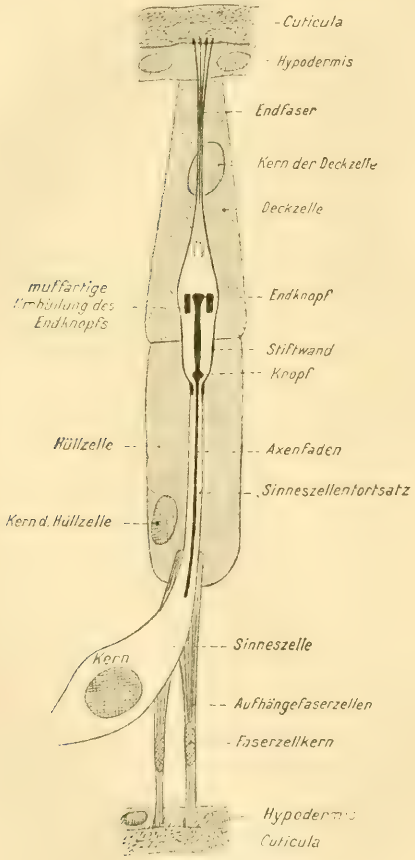
Gehen wir nun zunächst zu demjenigen Chordotonalorgan über, welches sich vor dem anderen durch die bei weitem größere Anzahl von Sinneszellen auszeichnet, und welches ich daher als das große Chordotonalorgan bezeichne. Wie WEINLAND nachgewiesen hat, findet sich dieses Organ bei allen Dipteren an der nämlichen Stelle des Schwingers, und zwar liegt es unter einer, stets gut hervortretenden, nach außen etwas hervorgewölbten Chitinplatte auf der Ventralseite der Haltere (Fig. 4 u. 6 *ch*). Unter dieser Platte erstreckt sich das Organ von vorn proximal nach hinten distal, es bildet in der Horizontalebene des Schwingers einen gewissen Winkel mit der Längsachse des Schwingers, wobei das terminale Ende des Organs nach hinten weist. Will man also Längsschnitte von dem Organ bekommen, so muß man die Horizontalebene des Schwingers bei *Calliphora* und *Sarcophaga* um etwa 45° gegen die Schnittebene nach hinten neigen. Bei *Syrphus* und *Eristalis* ist das Organ wegen der Krümmung des Schwingerstiels noch schwieriger zu orientieren. Überhaupt gehört, selbst nach einiger Übung, noch viel Glück dazu, gute Längs- oder Querschnitte zu bekommen.

Ich habe das Organ nur auf Schnitten untersucht. Es irgend wie sonst zur Ansicht zu bringen gelang mir nicht. Am vollständigen Schwinger läßt es sich nicht beobachten, weil die darüberliegende Cuticula zu dick ist. Das Organ zu isolieren gelang mir nicht. Leydig sowohl wie Lee haben es vom Chitin isoliert beobachtet, doch habe ich bei Lee vergeblich nach einer Angabe gesucht, wie er diese Isolierung erreicht hat. Wie gesagt ist sie mir nicht geglückt. Doch halte ich dies nicht für einen großen Fehler, da doch bei derartigen Operationen eine Verletzung der Organe kaum zu vermeiden ist. Die Untersuchung auf Schnitten ist ja wohl schwieriger, bietet aber doch schließlich größere Gewähr für Genauigkeit, abgesehen davon, daß eine Untersuchung des feineren Baues nur auf dünnen Schnitten bei geeigneten Färbungen möglich ist.

Die Sinneszellen des großen Chordotonalorgans werden vom Hauptnerven innerviert, welcher kurz nach seinem Eintritt in den Schwinger zunächst einige Fasern nach der Dorsalseite für das basale Organ abgibt, und ein Faserbündel nach der Ventralseite, aus welchem die Sinneszellen für das große Chordotonalorgan hervorgehen (Textfig 3). Über die Sinneszellen selbst ist im allgemeinen nicht viel zu sagen. Sie zeigen denselben Bau wie die der Papillen. Es sind große spindelförmige Zellen von wabiger Struktur, mit rundlichem, hellem Kern (Fig. 50—52 *SZ*).

Die distalen Fortsätze der Sinneszellen gehen mit mehr oder weniger starker Krümmung in die gerade gestreckten sogenannten Endschläuche über. Es hängt dies von der Lage der Sinneszellen zum Organ ab; einzelne, welche ganz seitlich vom chordotonalen Organ liegen, biegen dabei oft in einem Winkel von fast 90° um. Der Bau der Endschläuche ist ganz typisch derselbe, wie bei allen andern derartigen Organen. An ihrem Aufbau nehmen stets drei Zellen teil: die Sinneszelle bzw. ihr Fortsatz, die Hüllzelle und die Deckzelle. Am klarsten werden diese Verhältnisse wohl an der Hand der Textfig. 4 werden, welche ein schematisiertes Bild eines Endschlauches des großen Chordotonalorgans gibt.

Der distale Fortsatz der Sinneszelle, der einen äußerst dicken, sich stark mit Eisenhaematoxylin färbenden Achsenfaden besitzt, verjüngt sich allmählich und durchläuft als nicht sehr dicker Schlauch die Hüllzelle. Im distalen Teil der Hüllzelle erweitert er sich dann plötzlich wieder, indem er in das stiftförmige Körperchen übergeht. Sein Achsenfaden geht in letzteres hinein. Die Hüllzelle hüllt den Sinneszellenfortsatz ein, und zwar so, daß sie ihrer ganzen Länge nach von diesem durchbohrt wird. Dabei reicht die Hüllzelle distal ungefähr bis zur Mitte des stiftförmigen Körperchens herauf; wenigstens habe ich es nie anders sehen können. Schwabe (1906, S. 59) schildert das Verhalten der Hüllzellen bei den Chordotonalorganen der Orthopteren allerdings anders. Sie sollen nach ihm den ganzen Stiftkörper einhüllen, so daß sie also nicht vom Sinneszellenfortsatz vollständig durchbohrt wären, sondern wie ein Futteral darüber gestülpt. Ich habe lange Zeit darauf verwandt, um festzustellen, ob sich die Hüllzellen bei meinem Objekt ähnlich verhielten. Da jedoch die Zellgrenzen an dieser Stelle nie sehr scharf ausgebildet waren, konnte ich mir nie ganz klar darüber werden. Auch die von Schwabe so sehr gerühmten Formolkonservierungen, die ich extra deswegen anwandte, brachten mir keine Aufklärung. Die Bilder, die ich damit erhielt, waren gewöhnlich schlechter als die mit Alkoholeisessig. Die Hüllzellen sind meist nicht sehr plasmareich. Ihr Kern, welcher oft etwas bohnenförmige Gestalt hat, liegt stets im proximalen Abschnitt der Zelle. Die Kerne aller Hüllzellen liegen ziemlich gleichmäßig in einer Ebene und bilden die Reihe der »basalen Kerne« Grabers.


Cuticula
Hypodermis
Endfaser
Kern der Deckzelle
Deckzelle
muffartige Erhöhung des Endknopfs
Endknopf
Stiftwand
Kopf
Hüllzelle
Axenfaden
Sinneszellenfortsatz
Kern d. Hüllzelle
Kern
Sinneszelle
Aufhängefaserzellen
Faserzellkern
Hypodermis
Cuticula

Textfig. 4.

Ein Endschlauch des großen Chordotonalorgans; schematisiert.

Distal an die Hüllzelle schließt sich die Deckzelle an, welche den distalen Teil des stiftförmigen Körperchens umhüllt. Sie bildet den dritten Abschnitt des Endschlauchs und hat die Aufgabe, diesen mit dem Integument zu verbinden. Sie grenzt also distal direkt an die Hypodermis. Der Kern der Deckzellen liegt vielfach im distalen Ende der Zelle, dicht unter den Kernen der Hypodermis, mitunter jedoch auch dem stiftförmigen Körperchen näher. Das Plasma dieser Deckzellen ist sehr dicht und läßt von irgend einer Struktur nichts erkennen. Die Grenzen der einzelnen Deckzellen gegeneinander konnte ich nur im proximalen Abschnitt der Zellen feststellen, weiter distal war davon nichts mehr zu erkennen, auch nicht auf Querschnitten. Aus ihrer Gesamtanordnung läßt sich jedoch schließen, daß die Deckzellen sich gegen die Insertionsstelle etwas verjüngen, so daß sie demnach eine etwas konische Gestalt haben müssen (Textfig. 4).

Wir haben bisher noch nicht besprochen, in welcher Weise das ganze Organ an seinem proximalen Ende befestigt ist. Diese Anheftung erfolgt durch besondere eigentümliche und faserig strukturierte Zellen, welche mit der Hypodermis eng in Verbindung stehen, und zwar scheint es mir, daß die Fasern dieser Zellen die Hypodermis durchbrechen und sich direkt an der Cuticula anheften. Von hier ziehen die Faserzellen nach den Hüllzellen hinüber und heften sich dabei an die Endschläuche an. Die Faserzellen sind langgestreckt, dünn und werden von ziemlich dicken, mit Eisenhaematoxylin stark färbbaren Fibrillen durchzogen. Von letzteren umhüllt, liegt meist nicht weit von der Cuticula entfernt, der längliche chromatinreiche Kern. Die Verbindung mit den Endschläuchen erfolgt derart, daß die Faserzellen den Sinneszellenfortsatz, wie einen Mantel umhüllen. Dieser Fasermantel des Sinneszellenfortsatzes reicht noch ein kurzes Stück in die Hüllzelle hinein (Textfig. 4). Schwabe hat dies Verhalten der Faserzellen zu den Sinneszellen treffend mit der Strohhülle einer Weinflasche verglichen. Am besten erkennt man das Verhalten dieser Faserzellen auf Querschnitten durch das chordotonale Organ. Auch Schnitte, die etwas schief geführt wurden, sind hierfür besonders instruktiv. Man sieht auf dem Schnitt (Fig. 52) die kreisförmigen bis elliptischen Querschnitte der Sinneszellenfortsätze (*SZF*) von einem Ring schwarzer Punkte umhüllt (*F*). Diese schwarzen Punkte sind weiter nichts als die Querschnitte der Fibrillen jener Faserzellen. Ob mit jeder Sinneszelle eine oder mehrere Faserzellen in Verbindung treten, vermochte ich nicht zu entscheiden; letzteres erscheint mir jedoch wahrscheinlicher.

Schon von Graber (1882) wurde, wie ich oben erwähnte, ein ähnlicher Aufhängeapparat der chordotonalen Organe beschrieben. Er nannte ihn Chordotonalligament.

Betrachtet man einen Querschnitt durch die proximale Region der Hüllzellen (Fig. 53*a*), so sieht man, daß die Hüllzellen (*HZ*) von etwas polygonalem Querschnitt sind und dicht zusammen liegen. Jede Zelle enthält einen Kern (*HZK*), außerdem bemerkt man in jeder Zelle ein rundliches Gebilde mit einem schwarzen Punkt in der Mitte. Dies ist der Querschnitt des Sinneszellenfortsatzes (*SZF*) mit seinem Achsenfaden (*Ax*). In dieser Weise durchzieht der Sinneszellenfortsatz, sich dabei noch mehr verjüngend, die Hüllzelle bis zum Beginn des stiftförmigen Körperchens.

Im distalen Abschnitt der Hüllzelle geht der Sinneszellenfortsatz in das stiftförmige Körperchen über. Es ist das für jedes chordotonale Organ typische Endorgan, welches von jeher das Hauptinteresse auf sich zog. Die Stifte sind drehrunde, hohle Gebilde, welche sich äußerst intensiv mit Eisenhaematoxylin färben. Ihre Gestalt ergibt sich am klarsten aus Textfig. 4. Am Grunde ist der Stift durch einen Ring mit enger Öffnung abgegrenzt. Distalwärts erscheint sein Lumen etwas blasig aufgetrieben; es verjüngt sich dann aber immer mehr bis sich schließlich die Stiftwand zu einem faserigen Strang (Endfaser) zusammenlegt. Durch die Öffnung an der Basis des Stiftes tritt der Achsenfaden der Sinneszelle ein, verdickt sich alsbald zu einem Knopf und durchsetzt dann als dicker (fast 1 μ dick) Strang das Stiftkörperchen bis in die Gegend der blasigen Ausbuchtung der Stiftwand. Hier bildet er noch einmal durch eine kleine Einschnürung eine Art Knopf, den sogenannten Endknopf, und hat damit sein Ende erreicht. Dieser Endknopf ist umhüllt von einem Gebilde, daß man mit einer Manschette, oder besser noch, wegen der dicken Wandungen, mit einem Muff vergleichen kann. Betrachtet man Querschnitte durch den Stift, so bemerkt man leicht Rippen oder Leisten (Fig. 53*b*, *R*), die als tiefschwarz gefärbte Vorsprünge von der Stiftwand in das Lumen vorspringen. Am Grunde des Stiftes beträgt die Zahl dieser Rippen 6; nach dem distalen Ende zu wird ihre Zahl allmählich größer, indem sich jede Rippe in zwei teilt; da dies jedoch nicht gleichmäßig bei allen auf gleicher Höhe geschieht, beobachten mir meist zunächst 8, 10 und schließlich erst 12 Rippen (Fig. 53*c*). In der Mitte des Querschnittes erblickt man als dicken schwarzen Punkt den Querschnitt des Achsenfadens (*Ax* 53*b*), weiter distal wird dieser von einem schwarzen Ring, dem Querschnitt des Muffs, umgeben (Fig. 53*c*, *M*). Eine Verbindung des letzteren mit den Rippen besteht nicht. Distal vom Endknopf wird das Lumen des Stiftes wieder enger; die Rippen rücken allmählich immer näher zusammen; dabei tritt wieder eine Vereinigung von

Rippen ein, weshalb ihre Zahl geringer wird. Schließlich laufen sie eng aneinander als faseriger Strang (Fig. 53*c*, *EF*) durch die ganze Deckzelle hindurch. Man verfolgt dies am besten wieder auf Längsschnitten. Man sieht in Textfig. 4, wie die Rippen, die um den Endknopf herum etwas auseinander weichen, distal davon wieder zusammenlaufen und dann als faseriger Strang (Endfaser) durch die ganze Deckzelle hindurch bis zur Hypodermis hinziehen. Letztere wird von dem Endstrang durchbrochen, welcher sich dann direkt an die Cuticula heftet, indem er sich vorher wieder etwas aufgefasert hat. Diese Verlängerung der Stiftrippen über den Endknopf hinaus zur Cuticula scheint mir identisch zu sein mit der von LEE (1883, S. 138) beschriebenen Distalchorda. Demnach hätten wir wohl dieses chordotonale Organ als ein amphinematisches zu bezeichnen, in welchem also der Stift durch zwei Fädchen gespannt gehalten wird, proximal durch den Achsenfaden, distal durch die von den Rippenfortsätzen gebildete Endfaser.

SCHWABE (1906, S. 69, Fig. 17*b x*) erwähnt einen ähnlichen Fortsatz des Stiftes über den Endknopf hinaus, den er aber nur ein einziges Mal beobachtet hat. Er glaubt daher, es mit einem Artefakt zu tun zu haben. Ich möchte deshalb betonen, daß ich den Fortsatz der Rippen stets deutlich beobachtet habe, wo nur die Rippen selbst gut sichtbar gefärbt waren. Die Färbung der Rippen und des distalen Strangs scheint allerdings durch die Konservierungsmittel stark beeinflußt zu werden. Auch SCHWABE betont, daß je nach der Konservierung die Rippen oder der Endknopf stärker gefärbt wurden. Bei meiner Konservierung mit Alkoholeisessig, auf die ich ja fast allein angewiesen war, wurde stets der Endknopf stärker gefärbt als die Rippen. Nach Konservierung mit GILSON scheinen sich dagegen die Rippen etwas intensiver zu färben. Die Insertionsstelle der Rippen an der Cuticula habe ich allerdings nur selten deutlich beobachten können, da das distalste Ende des Organs durch Rippen und Kerne meist so dunkel gefärbt ist, daß man darin kaum etwas erkennen kann. Deshalb gelingt dies nur auf günstig differenzierten Schnitten (Fig. 50*J*).

Eine Vacuole, wie sie SCHWABE (1906, S. 57) bei den Orthopteren am Grunde jedes Stiftes beschreibt, habe ich nur ein einziges Mal beobachtet, und zwar an einem gut konservierten Präparat von *Syrphus*. Hier konnte ich unter jedem Stiftchen eine kleine scharf umschriebene Vacuole bemerken (Fig. 54 u. 55 *V*). Eigentümlicherweise habe ich eine solche Vacuole sonst auf keinem Präparat wieder gesehen.

Nach diesen Erörterungen glaube ich wohl, daß die Fig. 50, 51 u.

54, welche Längsschnitte durch die chordotonalen Organe von *Calliphora*, *Sarcophaga* und *Syrphus* wiedergeben, dem Verständnis keine Schwierigkeiten mehr bieten werden.

Wesentliche Unterschiede zwischen *Sarcophaga* und *Calliphora* konnte ich im Bau der chordotonalen Organe nicht feststellen. Bei den Syrphiden sind sie ein wenig anders geformt. Bei *Eristalis* und *Syrphus* ist die Wand des stiftförmigen Körperchens etwas mehr geschwungen, außerdem erscheint der den Endknopf umgebende Muff distal geschlossen und seine Wände in der Mitte etwas eingezogen (Fig. 55), so daß dies Gebilde die Form einer Mütze bekommt.

Erwähnen muß ich noch, daß den distalen Partien des chordotonalen Organs stets seitlich einige größere Zellen (Fig. 50 u. 51 *acc.Z*) angelagert sind. Es scheint mir, daß diese Zellen den von Adelung (1892, S. 344) bei den Locustiden beschriebenen accessorischen Zellen analog sind.

Die Größe der Stifte eines Organs scheint nicht genau die gleiche zu sein, vielmehr fand ich mitunter, daß diejenigen, welche der Cuticula seitlich näher liegen etwas kleiner sind als die weiter abliegenden (Fig. 50). Im übrigen mögen folgende Werte ein Bild von der durchschnittlichen Größe der Stifte geben:

Länge (von der Basis bis zum Endknopf)	10	μ
Durchmesser an der Basis	etwa 1	»
» am Endknopf	3—3,5	»
Muff breit	2,5	»
» hoch	2	»

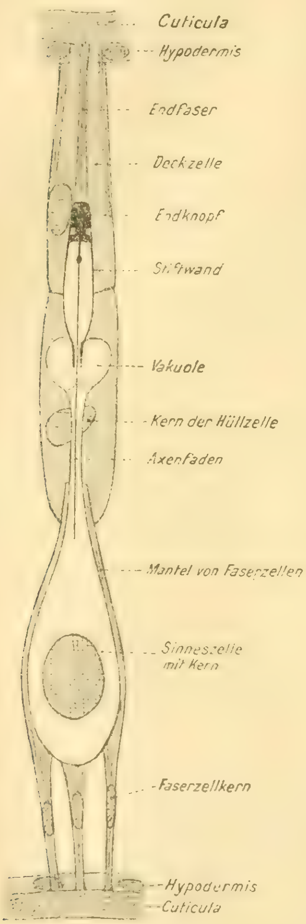
Leydig (1860 S. 305) beschrieb das Organ folgendermaßen: ». . . . je eine Nervenröhre geht, nachdem sie die Ganglienkugel hinter sich hat, in ein anfangs schmäleres, dann kolbig verdicktes blaßgranuläres Ende aus, und innerhalb eines solchen Endbalkens liegt je ein durch Form und Lichtbrechung sehr ausgezeichnetes Stäbchen.« Auf Fig. 19, Taf. IX gibt er auch eine Abbildung der Stäbchen mit »rundlichem Kopf«. Wenn ich diese Abbildung mit meinen Ergebnissen vergleiche, so will es mir scheinen, daß das, was Leydig als Kopf bezeichnet, die muffartige Umhüllung des Endknopfes ist, die in der Abbildung zum Teil im optischen Querschnitt erscheint. Lee (1885) suchte die Darstellung Leydigs zu korrigieren, hat aber den Bau der Stifte nicht richtig erkannt. Die Abbildungen, die er davon gibt, sind wenig klar. Das, was Lee als Kopf beschreibt, scheint der Endknopf des Achsenfadens zu sein. Den Achsenfaden selbst, der doch hier sehr dick ist, scheint er nicht gesehen zu haben, wenigstens zeichnet er an dessen Stelle nur ein sehr feines Fädchen ein. Dagegen hat er bereits erkannt, daß der Stift eine Distalchorda besitzt, die er bis zur Haut verfolgen konnte (vgl. 1885, Taf. XII, Fig. 7).

Da ich, wie gesagt, das chordotonale Organ nur auf Schnitten untersuchte, habe ich zum besseren Verständnis der Ergebnisse der früheren Autoren die Stifte auch auf dicken Schnitten (10 μ) und ungefärbt in Wasser oder verdünntem Glycerin untersucht. Die Stifte erschienen dabei stark lichtbrechend, von etwas bläulicher Farbe, ebenso wie auch die Endorgane der Papillen; Gestalt und Bau der Stiftteile erschienen mir aber genau so wie auf den gefärbten Schnitten.

Das kleine Chordotonalorgan.

Das kleine chordotonale Organ wurde von Leydig (1860) entdeckt, welcher bei *Musca vomitoria* zweierlei Stifte fand, schlanke mit spitzem Kopf und kürzere mit rundlichem Kopf, welche in zwei Paketen angeordnet sein sollten (S. 305). Lee (1885), dem diese Ergebnisse Leydigs wohl bekannt waren, fand gleichwohl nichts von diesem chordotonalen Organ, obwohl er es auf Schnitten doch sicher hätte finden können. Er gibt wohl zu, daß kleine Unterschiede in der Größe des stiftförmigen Körperchens vorkommen, aber alle Stifte, auch die etwas schlankeren, seien vollständig gleich gebaut. Er kommt so zu dem Schluß (S. 372), daß ein Dimorphismus der Gehörstifte überhaupt nicht existiere. Weinland, der die chordotonalen Organe nicht untersuchte, geht auf diesen Widerspruch zwischen Leydig und Lee nicht ein. Es ist nun eigentümlich, daß gerade Weinland das kleine chordotonale Organ zuerst in seiner richtigen Lage auffand, obwohl er es als solches nicht erkannte. Er beschreibt nämlich (S. 78 u. 83) in der Haltere einen zarten Muskel, der vom oberen Rande der Basalplatte im Schwinger zur Ventralseite hinabführen soll. In Taf. VIII Fig. 17 *M* gibt er auch eine Abbildung dieses Muskels bei *Calliphora*. In Wirklichkeit handelt es sich jedoch nicht um einen Muskel, sondern um das kleine chordotonale Organ, dem die von Leydig entdeckten schlanken Gehörstifte mit spitzem Kopf angehören. Wie schon erwähnt, ist das Organ nicht sehr groß, es enthält nur wenig Sinneszellen. Bei *Sarcophaga* und *Calliphora* erstreckt es sich vom distalen Rande der Basalplatte ziemlich senkrecht durch den Schwinger hindurch, geht über das große Chordotonalorgan distal hinweg und heftet sich an der Ventralseite des Schwingers hinter dem Proximalende der Scapalplatte an. Die Insertionsstellen sind in Fig. 3 u. 4 mit *Jb* bzw *Jt* bezeichnet. Die terminale Insertionsstelle (*It*) liegt bei *Calliphora* und *Sarcophaga* nur wenig distaler als die basale. Man kann daher auf etwas schiefen Querschnitten des Schwingers leicht Längsschnitte durch das Organ erhalten. Weit schwieriger ist dies bei *Eristalis* und *Syrphus*, weil hier die terminale

Anheftungsstelle um ein beträchtliches distaler liegt als die basale. Längsschnitte bekommt man daher von dem Organ nur auf vertikalen Längsschnitten durch die Haltere. Die Orientierung ist jedoch äußerst schwierig, so daß man selten gute Schnitte bekommt. Aus diesem Grunde habe ich das Organ bei den Syrphiden nicht eingehender untersucht.



Textfig. 5.
Ein Endschlauch des kleinen Chordotonalorgans; schematisiert.

Die Innervierung des kleinen chordotonalen Organs geschieht durch den Hauptnerv. Die zugehörigen Sinneszellen wenden sich vom Nerven aus zunächst distal d. h. dem Köpfchen des Schwingers zu und biegen dann plötzlich fast rechtwinklig nach der Ventralseite um zu den Endschläuchen (Textfig. 3). Der Bau des kleinen Chordotonalorgans ist ähnlich dem des großen. Die Sinneszellen werden auch hier von einem Mantel von Faserzellen umhüllt (Textfig. 5 und Fig. 58 bis 60*a* u. *b*, *F*), die sich an die vorher bezeichnete Stelle, am Rande der Basalplatte anheften (Textfig. 3). Diese Anheftungsstelle ist sehr schmal, höchstens etwa 5 μ breit (Fig. 56 *Jb*). Der Fasermantel umhüllt die Sinneszellenfortsätze bis zum Eintritt in die Hüllzelle, in die er noch ein Stück hineinragt, und bildet auf diese Weise die basale Befestigung der Endschläuche. (Textfig 5 soll diese und die folgenden Verhältnisse erläutern.) Der Fortsatz der Sinneszelle besitzt im Innern einen äußerst zarten Achsenfaden. Etwa in der Mitte der Hüllzelle bildet der Sinneszellenfortsatz eine Vacuole, aus welcher sich der Stift erhebt. Der Achsenfaden durchsetzt die Vacuole und dringt durch die proximale sehr enge Öffnung in das Lumen des stiftförmigen Körperchens ein. Die Vacuole, die ich bei dem großen Chordotonalorgan nur in einem einzigen Präparat von *Syrphus* fand, habe ich bei dem kleinen Organe fast stets gefunden (Fig. 56—59 *V*), allerdings nicht immer so scharf umschrieben, wie Schwabe dies für die Orthopteren beschreibt.

Wie bei allen chordotonalen Organen so finden wir auch hier jene zwei Zellen wieder, die mit dem Sinneszellenfortsatz den Endschlauch bilden, nämlich die Hüllzelle und die Deckzelle. Ich konnte ihr Verhalten hier etwas genauer studieren als bei dem großen Chordotonalorgan, da die Zellgrenzen stets scharf hervortraten, und die Einzelheiten weniger zusammengedrängt sind. Die Hüllzelle (Fig. 56 bis 59 *HZ*) umhüllt den Fortsatz der Sinneszelle bis zur Mitte des Stifts und schließt auch noch ein Stück des Fasermantels mit ein. Sie ist nicht sehr plasmareich; ihr Kern liegt meist im proximalen Zellende. Über die distale Hälfte des Stifts stülpt sich kappenartig die Deckzelle (*DZ*), welche ein dichteres Plasma besitzt als die Hüllzelle. Sie verjüngt sich distal ein wenig und heftet sich der Hypodermis an. Oft konnte ich an der Oberfläche der Deckzelle Fasern wahrnehmen (Fig. 59 *F*), welche durch die Hypodermis hindurch zu gehen scheinen, um sich an der Cuticula anzuheften. Wahrscheinlich ist es so, denn vollständige Klarheit konnte ich darüber nicht gewinnen. Die Fasern selbst waren jedenfalls vorhanden, und zwar, wie ich auf manchen Querschnitten sicher erkennen konnte, innerhalb der Deckzelle. Sie treten zunächst in der Gegend des Stiftendknopfs auf, haben aber mit diesem nichts zu tun, etwas weiter distal liegen sie der Wand der Deckzelle ziemlich eng an (Fig. 60 *e* u. *f*, *F*).

Sowohl die Hüllzellen als die Deckzellen sind von etwas polygonalem Querschnitt (Fig. 60 u. 61). Die Zellen liegen auf den Querschnitten meist dicht beieinander; nur ein einziges Mal sah ich, daß sich die Deckzellen etwas voneinander losgelöst hatten (Fig. 60*e*). Die Kerne der Deckzellen sind oft von bohnenförmiger Gestalt und legen sich etwas um den Endknopf des Stifts herum; auf Querschnitten ist dies oft gut zu erkennen (Fig. 61*b* u. *c*, *DZK*).

Wenn ich vorhin sagte, daß die Hüllzelle den Stift nur bis zur Mitte umgebe, so möchte ich hierzu noch erwähnen, daß es mir oft schien, als wenn der Stift bis zum Endknopf von ihr umhüllt würde, wie es Schwabe (1906) für die Orthopteren beschreibt. Es ging dann am distalen Ende der Hüllzelle von ihren Rändern ein zarter Kontur schräg durch die Deckzelle hindurch nach dem Stiftkopf; dieser Auffassung stand dann aber entgegen, daß ich trotzdem die Grenze der Deckzelle bis an die Stiftwand herantreten sah.

Die Zahl der Endschläuche ist, wie schon Leydig (1860) erwähnt, nicht sehr groß. Er nimmt an, es seien ungefähr ein Dutzend (S. 305). Nach allem was ich gesehen habe, ist ihre Zahl nicht konstant, sondern schwankt zwischen 6 und 8. Bei *Sarcophaga* fand ich zum Teil sechs, meist aber acht; bei *Calliphora* fand ich auch einmal sieben.

Die Stifte des kleinen Chordotonalorgans unterscheiden sich wesentlich von denen des großen. Sie zeichnen sich besonders durch ihre schlankere Form aus. Am klarsten geht dies wohl aus den Textfig. 4 u. 5 hervor. Die Stifte sind ebenfalls drehrunde hohle Gebilde. Wie Textfig. 5 zeigt, sind sie von etwa bolzenförmiger Gestalt; proximal laufen sie in ein enges Röhrchen aus, welches vollständig in der Vacuole der Sinneszelle drinsitzt. Durch die sehr enge Öffnung dieses Röhrchens tritt der feine Achsenfaden in den Hohlraum des Stifts ein; er geht durch den ganzen Stift hindurch und verbindet sich am distalen Ende mit dem Endknopf, welcher der Stiftwand eng anliegt. Kurz vor dem Endknopf konnte ich stets noch ein kleines Knöpfchen in dem Achsenfaden bemerken. Der Endknopf erwies sich bei der Färbung als äußerst schwer differenzierbar. Für gewöhnlich erschien er fast homogen schwarz. Er hatte dann die Gestalt eines sich nur schwach verjüngenden Kegelstumpfs, welcher der Stiftwand eng anlag und in seiner proximalen Hälfte eine tiefe ringförmige Einschnürung zeigte. Dies war sein gewöhnliches Aussehen (Textfig. 5). Nur einmal erhielt ich bei *Sarcophaga* eine andre Differenzierung (Fig. 57 Taf. IV). Der Endknopf hatte hier etwa die Gestalt einer Garnrolle, und schien von einem feinen Kanal durchsetzt zu sein. Der gesamte Endknopf war etwa um ein Viertel kürzer, als dies sonst der Fall zu sein pflegte. Dabei hatte sich seine distale Fortsetzung sehr stark mit Erythrosin gefärbt. Alle weiteren Versuche, noch einmal eine solche Differenzierung zu erhalten, schlugen fehl. Entweder erhielt ich die zuerst beschriebene Differenzierung, oder der Endknopf erwies sich als derart stark extrahiert, daß er sich nicht mehr scharf von der Umgebung abhob. Eine Untersuchung des ungefärbten Stiftes in Wasser zeigte mir den Endknopf ebenfalls in Gestalt eines Kegelstumpfs.

Einen strangartigen Fortsatz der Stiftwand über den Endknopf hinaus bis zur Cuticula, eine Endfaser oder Distalchorda, konnte ich auch hier oft, jedoch nicht immer nachweisen. Jedenfalls ist ein solcher Endstrang nicht so scharf ausgebildet wie bei dem großen Chordotonalorgan. Er färbt sich weniger stark, so daß er auf Querschnitten nicht sicher nachzuweisen war. Dagegen habe ich ihn auf Längsschnitten häufig deutlich sehen können (Fig. 57 u. 58 *EF*).

Die Zahl der in der Stiftwand vorhandenen Rippen beträgt, wie aus Querschnitten hervorgeht, an der Basis des Stiftes sechs (Fig. 60*d* u. 61*a* u. *b*); in der Mitte des Stifts konnte ich ihre Zahl leider nicht feststellen, da sie sich nicht scharf genug von der Wand erhoben; sicher ist jedoch, daß auch hier die Zahl der Rippen nach dem Distalende des Stifts zunimmt.

Die Fig. 58 u. 59 geben Abbildungen von Längsschnitten durch die kleinen Chordotonalorgane von *Sarcophaga* und *Calliphora*, während die Fig. 60 u. 61 eine Reihe von Querschnitten wiedergeben. Es kehren hier im wesentlichen dieselben Verhältnisse wieder, wie bei dem großen Chordotonalorgan, so daß das Verständnis jener Figuren nach den früheren Erörterungen keine Schwierigkeiten mehr machen wird.

Über die Größenverhältnisse der Stifte mögen folgende Zahlen von *Calliphora* Auskunft geben:

Länge des Stifts	12—13 μ
» » » Endknopfs	3 »
größte Breite des Stifts	2,2 »
» » » Endknopfs	1,9—2 »

Über die Darstellung der stiftförmigen Körperchen des kleinen Chordotonalorgans bei LEYDIG (1860, Taf. IX, Fig. 20b) kann man mit Rücksicht auf die schwache Vergrößerung sagen, daß die Stifte in ihrer Umrißform ziemlich richtig wiedergegeben sind. Ihr Kopf ist jedoch nicht spitz, sondern stumpf. Der feinere Bau der Stifte ist LEYDIG allerdings unbekannt geblieben.

Einige Bemerkungen möchte ich hier noch anführen über die Auffassung der stiftförmigen Körperchen. Was zunächst den Ausdruck stiftförmige Körperchen betrifft, so waren die früheren Forscher, die den Namen einführten, der Ansicht, daß die Stifte proximal in eine Spitze ausliefen. SCHWABE (1906, S. 65) zeigte bereits, daß das bei den Orthopteren nicht der Fall ist, daß die Stifte an der Basis vielmehr abgestutzt und offen sind. SCHWABE hält es deshalb für logischer von bolzenförmigen Körperchen zu sprechen. Auch LEE (1883) beschreibt schon, im Gegensatz zu den übrigen Forschern, die Stifte bei Dipterenlarven als an der Basis offene Gebilde. Meine Untersuchungen haben dieser Ansicht eine weitere Stütze geben können. Die stiftförmigen Körperchen der Chordotonalorgane des Schwingers sind ebenfalls proximal offen, wenn auch, besonders bei den Stiften des kleinen Chordotonalorgans, diese Öffnung nur sehr fein und röhrenförmig ist, wodurch die frühere Auffassung von der Zuspitzung leicht erklärlich scheint.

Ferner betrachteten sämtliche älteren Forscher die chordotonalen Stifte als terminale Anschwellung der nervösen Chorda (= Achsenfaden). Auch hier machte LEE bereits eine Ausnahme. Nach ihm

(1883, S. 134) ist der Stift nichts weiter als ein kapselartiger Umhüllungsapparat des eigentlichen Nervenendes; als solches betrachtet er anscheinend den Kopf des stiftförmigen Körperchens, mit dem der Achsenfaden in Verbindung tritt. Schwabe (1906, S. 68) pflichtet dieser Ansicht völlig bei; auch er ist der Ansicht, daß der Endknopf das eigentliche Nervenende ist, während der Stift einen kapselartigen Hüllapparat vorstellt. Auch ich glaube mich dieser Ansicht auf Grund meiner Untersuchungen anschließen zu müssen. Besonders die stiftförmigen Körperchen des großen Chordotonalorgans mit den bis zur Cuticula zu einem Endstrang ausgezogenen Rippen, von denen der aus dem Achsenfaden hervorgehende Endknopf scharf getrennt ist, scheint mir dafür zu sprechen. Die Verlängerung der Rippen hat dabei vielleicht den Zweck, eine gewisse Spannung und möglichst gute Befestigung des Organs am distalen Ende zu bewirken. Aber auch in andrer Hinsicht scheint mir der von den Rippen des stiftförmigen Körperchens gebildete Endstrang von Bedeutung zu sein. Denn da das ganze stiftförmige Körperchen als ein Gebilde der Sinneszelle aufzufassen ist, so sehe ich mich genötigt, entgegen der bisherigen Anschauung, anzunehmen, daß der Sinneszellenfortsatz nicht am Endknopf sein Ende erreicht, sondern vielmehr die ganze Deckzelle durchläuft und direkt mit der Cuticula in Verbindung steht. Bei dem kleinen Chordotonalorgan ist dieser Endstrang allerdings nicht so deutlich ausgebildet, vielleicht weil in ihm die stark färbbaren, rippenförmigen Wandverdickungen fehlen: ich zweifle aber nicht, daß er auch hier wirklich vorhanden ist. An und für sich wäre auch eine direkte Verbindung der Sinneszelle mit der Cuticula bei den chordotonalen Organen nicht so sonderbar, da doch auch bei den andern Sinnesorganen der Insekten, so auch bei den vorher beschriebenen Papillen, die Sinneszellen sich mit ihren Ausläufern direkt an diese anheften. Ich will damit nun nicht behaupten, daß das bei allen Chordotonalorganen der Fall sei. Dagegen glaube ich wohl annehmen zu können, daß es für solche zutrifft, welche einen Endstrang besitzen, also amphinematisch sind, aber nicht für die mononematischen. Zu den letzteren gehören wohl ziemlich sicher die Cristastifte der Locustiden. Zu dem Achsenfaden ist zu bemerken, daß er nicht den Charakter einer Neurofibrille besitzt. Er ist vermutlich als ein besonderes Gebilde der Sinneszelle aufzufassen, welches dem langen, dünnen Sinneszellenfortsatz als Stütze dient.

Es fragt sich noch, welche Bedeutung die Endorgane für die Reizaufnahme haben könnten, doch ist eine Beantwortung dieser Frage wohl unmöglich, wenigstens so lange, als über die Funktion der Chordotonalorgane noch nichts sicheres bekannt ist. Hierauf werden wir weiter unten noch einmal zu sprechen kommen.

Dagegen möchte ich hier noch auf das Vorkommen ähnlicher Endorgane in den Sinnesorganen andrer Tiere hinweisen. Nach VOGEL (1911) sind z. B. auch die Endorgane der Sinneskuppeln auf den Schmetterlingsflügeln kleine stiftförmige Körperchen. Dies ist ein wesentlicher Unterschied der Sinneskuppeln gegenüber den Papillen des Schwingers, denen sie sonst sehr ähnlich sind. Die Ähnlichkeit mit den Chordotonalorganen erstreckt sich aber auch noch auf den Hüllapparat des Endorgans, der nach VOGEL hier ebenfalls von zwei Zellen (Hüll- und Kappenzelle) gebildet wird. Auch bei andern Wirbellosen finden sich Endorgane, die den Chordotonalstiften ziemlich ähnlich sind. Die merkwürdigen birnförmigen Endbläschen, die von ZERNECKE (1896) bei den Cestoden und von BETTENDORF (1897) in den Saugnäpfen der Trematoden beschrieben wurden, mögen hier erwähnt werden. Auch die Papillensinnesorgane der Nematoden (GOLDSCHMIDT, 1903) weisen ähnliche Endorgane auf, welche stets von zwei Zellen begleitet sind, einer Stützzelle und einer Geleitzelle, von denen aber nur die Stützzelle die Nervenfaser umhüllt. Man nimmt an, daß diese Organe dem Tastsinn dienen.

Überblicken wir nun zum Schluß noch einmal die Resultate unsrer Betrachtung, so wird man sich sagen müssen, daß der Schwinger ein Organ ist, das bei der großen Anzahl von Sinnesorganen, die er enthält, für das Insekt von größter Bedeutung sein muß. Es entsteht dann die alte Frage nach der Funktion dieses Organs. Wozu diese Häufung der verschiedensten Sinnesorgane, in einem so kleinen Glied? Ich halte mich nicht für berechtigt, hierauf eine entscheidende Antwort zu geben, zumal da ich nur wenige Versuche nach dieser Hinsicht gemacht habe, die leider vollständig erfolglos blieben.

Einiges möchte ich aber doch hier erwähnen. Von HICKS (1856) sowohl wie von LEE (1885) wurden die Papillen als Geruchsorgan gedeutet. Schon WEINLAND wies daraufhin, daß die histologische Untersuchung hierfür gar keinen Anhaltspunkt bietet. Dem muß ich mich vollkommen anschließen, denn erstens sind die Papillen nach außen durch dicke Cuticula geschlossen, und dann fehlen hier vollständig die für die Geruchsorgane der Arthropoden so charakteristischen Geruchskegel und -härchen.

Als Gehörorgan, wie LEYDIG (1860) und GRABER (1882) vermuteten, kommen die Papillen nicht in Betracht, denn die im Schwinger vorhandenen »Gehörstifte« gehören nicht zu den Papillen. Ob man die chordotonalen Organe als Gehörorgane auffassen darf, scheint mir sehr zweifelhaft; ein Trommelfell, wie es bei den Gehörorganen der Orthopteren vorkommt, fehlt hier jedenfalls. Über die Bedeutung eines solchen atympanalen Chordotonalorgans sind bisher nur wenig sichere Äußerungen gemacht worden. WEINLAND (1890, S. 147) hält es für ein Organ um verschiedene Zug- und Spannungsverhältnisse wahrzunehmen, wie sie beim Bewegen einzelner Körperteile gegeneinander auftreten. Diese Auffassung könnte wohl zutreffen. RADL (1905, S. 3) ist neuerdings der Ansicht, »daß sie wohl vorwiegend Organe eines Mantelsinnes [wohl Druckfehler für Muskelsinn?] seien, analog denjenigen, die in den Sehnen der Wirbeltiere vorkommen«.

Die Papillen sind jedenfalls Sinnesorgane ganz spezifischer Funktion, für die man schwerlich ein Analogon bei andern Tieren finden wird. Ähnliche Organe, wie auf den Halteren, kommen, wie schon hervorgehoben, auf den Flügeln fast aller Insekten vor. Nun wird man stets streng scheiden müssen die Funktion des Schwingers an sich von der seiner Sinnesorgane. Die erstere scheint mir durch die eingehenden Versuche von JOUSSET DE BELLESME und WEINLAND wohl schon festzustehen.

Auch ich habe einige Versuche gemacht, um etwas über die Bedeutung der Schwingersinnesorgane zu erfahren, aber leider mit negativem Erfolg, negativ insofern, als ich nichts neues damit erreichte. Ich kann nur sagen, daß ich ziemlich dieselben Resultate erhielt, die auch WEINLAND bekam. Als Versuchsobjekte benutzte ich *Calliphora* und *Helophilus*. Meine Resultate kann ich kurz dahin zusammenfassen, daß die Fliege nach Entfernung beider Halteren überhaupt nicht mehr zu fliegen vermag. In die Höhe geworfen, fällt sie in grader Linie wieder zu Boden, wobei sie sich oft überschlägt. Von einem abwärtsfliegen kann man meiner Ansicht nach hier nicht reden; es ist ein richtiges Fallen. Legt man eine solche Fliege auf den Rücken, so vermag sie sich nur mühsam wieder aufzurichten. Entfernt man nur einen Schwinger, so vermag die Fliege noch zu fliegen, abwärts und auch aufwärts. Der Flug ist aber sehr ungeschickt, und ein kleiner Anstoß im Fluge an irgend einen Gegenstand genügt oft, um die Fliege zum Fallen zu bringen. Daß die Fliege beim Fehlen eines Schwingers Kreiselbewegungen ausführt, habe ich nicht gesehen.

Nach WEINLANDS Auffassung dienen die Schwinger der Fliege als Steuerorgan, indem sie durch ihre Bewegungen den Schwerpunkt im

Körper des Insekts verlagern und dadurch die Flugrichtung bestimmen. Außerdem kommen sie sicher als Organ in Betracht, das die Fliege im Gleichgewicht hält. Nehmen wir nun einmal die Tätigkeit des Schwingers als Steuer- und Gleichgewichtsorgan als feststehend an, so bleibt immer noch die Frage nach der Funktion der Papillensinnesorgane.

Weinland hat nun auch versucht, hierfür eine Erklärung zu geben. Er ist der Ansicht, daß die Papillen der Fliege die Empfindung für die Stärke und die Art der Schwingerbewegung vermitteln. Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob diese Deutung richtig ist. Es mag sein, daß Weinland Recht hat. Jedenfalls wird man aber erst dann die Frage genauer beantworten können, wenn es gelänge, die Tätigkeit des Schwingers (seine Bewegungen) von der seiner Sinnesorgane zu trennen, indem man durch Zerstören des Nerven oder sonstwie, die Sinnesorgane funktionslos machte. Gerade in dieser Richtung habe ich einige Versuche gemacht, konnte aber nichts erreichen. Will man den Nerven zerschneiden, so muß man schon einen ziemlich tiefen Einschnitt machen; dadurch zerstört man aber gleichzeitig zuviel, denn sämtliche Fliegen, bei denen ich dies versuchte, stellten ihre Flügelbewegungen ein. Dann suchte ich die Sinnesorgane durch Lackieren mit Spirituslack zu beeinflussen. Auch dies hatte keinen Erfolg, weil dann das Gelenk des Schwingers verklebt wurde, so daß er nicht mehr bewegt werden konnte. Der Erfolg war dann natürlich derselbe wie beim Ausreißen des Schwingers.

Zum Schlusse möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Bütschli, für die Anregung zu dieser Arbeit, das große Interesse, welches er ihr entgegenbrachte, sowie für seine wertvollen Ratschläge meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Heidelderg, im Juli 1911.

Literaturverzeichnis.

1892. N. v. Adelung, Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV. S. 316—349. Taf. XIV u. XV.

1897. H. Bettendorf, Über Muskulatur und Sinnesorgane der Trematoden. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. X. Taf. I—V.

1892. A. Binet, Le nerf du balancier chez quelques Diptères. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Bd. XLIV. p. 358—359.

1883. A. Bolles Lee, Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. S. 133—140. Taf. VII.

1885. A. Bolles Lee, Les balanciers des Diptères. Rec. zool. Suisse. Tome II. p. 363—392. Taf. XII.

1879. E. Brandt, Vergleichend anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Zweiflügler. Horae Soc. entom. Ross. Bd. XV. S. 84—101. Taf. XV—XVIII.

*1823. J. Chabrier, Essai sur le vol des Insectes. Paris.

1854. J. Czermak, Eine alte Beobachtung über die Funktion der Schwingkölbchen der Zweiflügler. Lotos. 4. Jahrg. S. 235

*1711. W. Derham, Théologie physique. Leide.

1764. W. F. v. Gleichen-Russworm, Geschichte der gemeinen Stubenfliege. Nürnberg.

1903. R. Goldschmidt, Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Die Sinnesorgane von Ascaris lumbricoides und A. megalocephala. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XVIII. S. 1—57. Taf. I—V.

*1843. M. Goureau, Mémoire sur les balanciers des Diptères. Ann. Soc. entom. de France. 2. Série. Tom. I. p. 279.

1882. V. Graber, Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. S. 506—630. Taf. XXX—XXXV. Bd. XXI. S. 65—145.

1901. K. Günther, Über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XIV. S. 551—571. Taf. 42.

1856. J. B. Hicks, On a new Organ in Insects. Journal of the proceed. of the Linn. Soc. Zool. Vol. I. p. 136—140. Taf. V.

1857. — Further Remarks on the Organs found on the bases of the Halteres and Wings of Insects. Transact. of the Linnean Soc. London. Vol. XXII. p. 141—145. Taf. XXVII u. XXVIII.

*1878. Jousset de Bellesme, Recherches expérimentales sur les fonctions du balancier chez les insectes diptères. Paris.

*1822. P. A. Latreille, Mémoire du Musée d'Hist. nat. Tom. VII.—VIII.

1860. F. Leydig, Über Geruchs- und Gehörorgane bei Krebsen und Insekten. Müllers Arch. f. Anat. und Physiol. S. 265—341. Taf. VII—IX.

1864. — Handbuch der vergleichenden Anatomie, und: Tafeln zur vergleichenden Anatomie.

1858. H. Loew, Über die Schwinger der Dipteren. Berlin. Entom. Zeitschr. Bd. II. S. 225—230.

1905. Em. Radl, Über das Gehör der Insekten. (Vorläufige Mitteilung.) Biol. Centralblatt. Bd. XXV. S. 1—5.

1888. O. vom Rath, Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVI. S. 413—454. Taf. XXX—XXXI.

1906. E. Röhler, Beitrag zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XXII. S. 225—288. Taf. XV—XVI.

1802. F. J. Schelver, Entomologische Beobachtungen über den Flug und das Gesumme einiger zweiflügeliger Insekten, insbesondere über die Schwingkölbchen und Schüppchen unter den Flügeldecken. Wiedemanns Arch. f. Zool. II. S. 210.

1906. J. Schwabe, Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Chuns Zoologica. Bd. XX. Heft 50. Taf. I—V.

1910. R. Vogel, Über die Innervierung und die Sinnesorgane des Schmetterlingsflügels. (Vorläufige Mitteilung.) Zool. Anz. Bd. XXXVI. S. 193—204.

1911. — Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. S. 68—134. Taf. VIII—X.

1890. E. Weinland, Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LI. S. 55—166. Taf. VII—XI.

1864. A. Weismann, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. Taf. XXI—XXVII.

1866. — Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI. S. 45—127. Taf. III—VII.

1896. E. Zernecke, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. IX. S. 92—151. Taf. VIII—XV.

Die mit * bezeichneten Arbeiten waren mir leider nicht zugänglich.

Erklärung der Abbildungen.

(Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates in Höhe des Objekttisches entworfen. Fig. 1—7, 13, 23 und 24 wurden nachträglich auf $^2/_3$ verkleinert; wenn nicht besonders vermerkt, beträgt die Dicke der Schnitte 5 μ.)

Durchgehende Figurenbezeichnungen:

AFZ, Aufhängefaserzellen
Ax, Achsenfaden;
acc.Z, accessorische Zellen;
B.P, basale Platte;
Bas.Pap, basale Papillen;
Cu, Cuticula;
DZ, Deckzelle;
DZK, Deckzellenkern;
d.H.Pap, dorsale Hicksche Papillen;
dSP, dorsale scapale Platte;
d.Scap.Pap, dorsale scapale Papillen;
EF, Endfaser;
EK, Endknopf;
F, Fasern der Faserzellen
Fu, Furche;
FZK, Kern der Faserzelle;
GZ, große Zelle;
HN, Hauptnerv;
Hu, hufeisenförmiges Chitinstück der Papille;
Hyp, Hypodermis;
HPK, Hut des pilzförm. Körperchens;
HZ Hüllzelle;
HZK, Kern der Hüllzelle;
I, Insertionsstelle d. Chordotonalstiftes;
Kn, Knopf;
L, Lamelle des pilzförm. Körperchens;
M, muffartige Umhüllung des Endknopfes;
N, Nerv;
NF, Nervenfaser;
NH, Nervenhülle;
NHK, Kern der Nervenhülle;
NN, Nebennerv;
Pig, Pigmentzelle;
PK, pilzförmiges Körperchen;
PR, Papillenränder;
R, Rippen der Stiftwand;
SB, Sinnesborsten;
StK, stiftförmiges Körperchen;
SZ, Sinneszelle;
SZF, Sinneszellenfortsatz:

SZK, Kern der Sinneszelle;
Trach, Trachee;
V, Vacuole;
v.H.Pap, ventrale Hickssche Papillen;
v.Scap.Pap, ventrale scapale Papillen;
ZwR, Zwischenraum zwischen den scapalen Papillen;
ZwZ, Zwischenzelle;
ZwZK, Kern der Zwischenzelle.

Tafel I.

Fig. 1. *Sarcophaga carnaria*, rechter Schwinger von der Dorsalseite. Photographie nach einem Plastilinmodell. Bezeichnungen wie in Fig. 3.

Fig. 2. *Sarcophaga carnaria*, rechter Schwinger von der Ventralseite. Photographie nach einem Plastilinmodell. Bezeichnungen wie in Fig. 4.

Fig. 3. *Calliphora erythrocephala.* Linker Schwinger von der Dorsalseite. (A. 3) *a* und *b* die Vorwölbungen unter denen die Gelenksäckchen liegen; *ba*, Basalteil; *st*, Stiel; *K*, Köpfchen des Schwingers; *Fu*, Furche am Köpfchen des Schwingers; *f*, Längsfurche vor der dorsalen Scapalplatte; *Ib*, basale Insertionsstelle des kleinen Chordotonalorgans.

Fig. 4. *Calliphora erythrocephala.* Linker Schwinger von der Ventralseite. *It*, terminale Insertionsstelle des kleinen Chordotonalorgans; *ch*, Chitinplatte, unter der das große Chordotonalorgan liegt. Die andern Bezeichnungen wie in Fig. 3.

Fig. 5. *Eristalis tenax.* Linker Schwinger von der Dorsalseite. (Obj. A, Zeiss, Oc. 3) Bezeichnungen wie in Fig. 3.

Fig. 6. *Eristalis tenax.* Linker Schwinger von der Ventralseite. (A, 3) Bezeichnungen wie in Fig. 4.

Fig. 7. *Eristalis tenax.* Horizontalschnitt durch das Brustganglion. Alkohol-Eisessig. Weigert-Erythrosin. (A, 2) *CG*, Connectiv zum Suboesophagealganglion; *CA*, Connectiv zu den Abdominalganglien; *BN*, Nerven des ersten Beinpaares; *FN*, Flügelnerv; *HN*, Halterennerv; *Gang.Z*, Ganglienzellen; *P.Sub*, Punktsubstanz.

Fig. 8—10. *Calliphora eryth.* Querschnitte durch den Basalteil des Schwingers. Kons. Alkohol-Eisessig. Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. D, 1.)

Fig. 8. Region der basalen Papillen.

Fig. 9. Region der chordotonalen Organe. *g.Ch*, großes Chordotonalorgan; *k.Ch*, kleines Chordotonalorgan.

Fig. 10. Region der scapalen Papillen, kurz vor Beginn des Stieles. (Vergr. D, 1.)

Fig. 11. *Calliphora.* Vertikaler Längsschnitt durch den Schwinger. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. A, 3.) *f.Hyp*, faserige Hypodermiszellen.

Fig. 12. *Sarcophaga.* Schnitt durch ein Gelenksäckchen. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. E, 3.) *m.Cu*, mittlere Cuticularschicht; *i.Cu*, innere Cuticularschicht.

Fig. 13. *Calliphora.* Querschnitt durch den Hauptnerven und die Sinneszellen des dorsalen scapalen Organs. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 6.) *Pig.K*, Pigmentzellkern.

Fig. 14. *Sarcophaga.* Querschnitt durch den Stiel des Schwingers. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 4.) *v.K*, vorderer Kanal; *h.K*, hinterer Kanal.

Fig. 15. *Calliphora.* Querschnitt durch den Stiel des Schwingers. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 4.) Bezeichnungen wie in Fig. 14.

Fig. 16. *Syrphus.* Querschnitt durch den Stiel des Schwingers. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 4.) *Ch.L*, Chitinleiste.

Fig. 17. *Eristalis.* Querschnitt durch den Stiel des Schwingers. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 4.) *Ch.L*, Chitinleiste; *v.Ch.L*, ventrale Chitinleiste; *v.K*, vorderer Kanal; *h.K*, hinterer Kanal.

Fig. 18. *Sarcophaga.* Querschnitt durch das Köpfchen des Schwingers. Kons. Alkohol-Salpetersäure; Färb. Weigert-Erythrosin. (Vergr. D, 1.) *f.Hyp*, faserige Hypodermiszellen; *B.Z*, Blutzellen.

Fig. 19. *Sarcophaga.* Große Zellen aus dem Köpfchen des Schwingers. Kons. Alkohol-Salpetersäure; Färb. Weigert-Erythrosin. (Vergr. E, 2.) *GZK*, Kerne der großen Zelle.

Tafel II.

Fig. 20. *Sarcophaga.* Große Zellen, Bezeichnungen wie in Fig. 19.

Fig. 21. *Calliphora.* Große Zelle. Dreikernig. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 4.)

Fig. 22. *Eristalis.* Große Zellen aus dem Köpfchen des Schwingers. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 4.)

Fig. 23. *Calliphora.* Vertikaler Längsschnitt durch das Köpfchen des Schwingers. Kons. Alkohol-Salpetersäure; Färb. Eisenhaem. (Vergr. E, 2.)

Fig. 24. Faserige Hypodermiszellen, Boden der Endblase; die mit * bezeichnete Stelle aus Fig. 23, stärker vergrößert. (Vergr. 2 mm, 4.)

Fig. 25. *Calliphora.* Sinnesborsten. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. (Vergr. 2 mm, 8.) *G*, Gelenkgrube.

Fig. 26. *Eristalis.* Sinnesborsten. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Weigert-Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 8.) *G*, Gelenkgrube.

Fig. 27 u. 28. *Calliphora.* Basale Papillen. Horizontale Flächenschnitte des Schwingers. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. (Vergr. 2 mm, 12.)

Fig. 27. Die Kuppel der Papillen. *IL*, Insertionsstelle der Lamelle; *H*, angeschnittene Haare.

Fig. 28. Schnitt durch den Hohlraum der Papillen. *St*, Stiel des pilzförmigen Körperchens.

Fig. 29. *Sarcophaga.* Querschnitt durch die Zwischenzellen der basalen Papillen. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. (Vergr. 2 mm, 12.) *x*, Querschnitt des Fädchens.

Fig. 30. *Syrphus.* Aus einem Querschnitt des Schwingers. Basale Papillen. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 6.)

Fig. 31. *Eristalis.* Aus einem vertikalen Längsschnitt des Schwingers. Basale Papillen. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 8.)

Fig. 32. *Calliphora.* Basale Papille quer zur Rinne geschnitten. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. (Vergr. 2 mm, 12.) *IL*, Insertionsstelle der Lamelle; *R*, Rinne; *St*, Stiel des pilzförmigen Körperchens; *HPK*, Hut des pilzförmigen Körperchens.

Fig. 33. *Calliphora.* Basale Papille parallel zur Rinne geschnitten. Kons. Gilson-Perényi; Färb. Eisenhaem. (Vergr. 2 mm, 12.) Die Bezeichnungen wie in Fig. 32.

Fig. 34*a* bis *d*. *Calliphora.* Dorsale scapale Papillen. Eine Serie von vier aufeinanderfolgenden Tangentialschnitten. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 12.) *PHR*, Papillenhohlraum; *ZwR*, Zwischenraum; *HPK*, Hut des pilzförmigen Körperchens; *W*, die zarten Chitinwände, die das hufeisenförmige Chitinstück mit den inneren Papillenrändern verbinden.

Fig. 35. *Calliphora.* Querschnitt durch die Zwischenzellen des dorsalen scapalen Organs. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 12.) *x*, Fädchen in der Zwischenzelle.

Fig. 36. *Sarcophaga.* Dorsale scapale Papillen aus einem Querschnitt durch den Schwinger. Kons. Alkohol-Salpetersäure; Färb. Weigert-Erythrosin. 3 μ. (Vergr. 2 mm, 6.) *U.Pap*, unbestimmte Papille.

Fig. 37. *Sarcophaga.* Ventrale scapale Papillen. Querschnitt. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 8.)

Fig. 38. *Sarcophaga.* Dorsale scapale Papillen. Längsschnitt. Kons. Alkohol-Salpetersäure; Färb. Weigert. (Vergr. 2 mm, 8.)

Tafel III.

Fig. 39. *Eristalis.* Ventrale scapale Papillen. Längsschnitt. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 8.)

Fig. 40. *Calliphora.* Dorsale scapale Papillen. Querschnitt. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. (Vergr. 2 mm, 12.) *W*, zarte Chitinwand die das hufeisenförmige Chitinstück mit den inneren Papillenrändern verbindet.

Fig. 41. *Syrphus.* Dorsale scapale Papillen. Querschnitt. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 12.) Bezeichnungen wie in Fig. 40.

Fig. 42. *Calliphora.* Ventrale scapale Papille. Längsschnitt 3 μ. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Weigert-Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 12.)

Fig. 43. *Sarcophaga.* Dorsale scapale Papillen. Querschnitt. Kalilaugematerial; Färb. Gentianaviolett. Bezeichnungen wie in Fig. 40. (Vergr. 2 mm, 12.)

Fig. 44. *Syrphus.* Ventrale Hicks'sche Papillen. Querschnitt 3 μ. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 8.)

Fig. 45. *Sarcophaga.* Ventrale Hicks'sche Papillen. Querschnitt. Kons. Alkohol-Salpetersäure; Färb. Weigert-Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 8.)

Fig. 46. *Syrphus.* Dorsale Hicks'sche Papille. Querschnitt. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 8.)

Fig. 47. *Calliphora.* Unbestimmte Papille. *U.Pap.* Ansicht von oben. (Vergr. 2 mm, 8.) *CR*, ringförmige Erhebung des Chitins; *H*, Haar; *Ku*, Kuppel der Papille; *I*, Insertionsstelle des Nerven.

Fig. 48. *Sarcophaga.* Unbestimmte Papille. Querschnitt. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 6.) Bezeichnungen wie in Fig. 47.

Fig. 49. *Sarcophaga.* Unbestimmte Papille. Querschnitt 3 μ. Kalilaugematerial; Färb. Gentianaviolett. (Vergr. 2 mm, 8.) Bezeichnungen wie in Fig. 47.

Fig. 50. *Calliphora.* Großes Chordotonalorgan. Längsschnitt. Kons. Gilson-Perényi; Färb. Eisenhaem. (Vergr. 2 mm, 8.)

Fig. 51. *Sarcophaga.* Großes Chordotonalorgan. Längsschnitt. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 8.)

Fig. 52. *Sarcophaga.* Querschnitt durch das proximale Ende des großen Chordotonalorgans. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 8.)

Fig. 53*a—c*. *Calliphora.* Querschnitte durch das große Chordotonalorgan; 3 μ. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 12.) 54*a* Region der Hüllzelle; 54*b* und *c*, Region des stiftförmigen Körperchens.

Fig. 54. *Syrphus.* Großes Chordotonalorgan. Längsschnitt. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. (Vergr. 2 mm, 8.) *F*, Fasermantel.

Fig. 55. *Syrphus.* Stiftförmiges Körperchen. (Vergr. 2100.)

Fig. 56. *Calliphora.* Kleines Chordotonalorgan. Längsschnitt; 7,5 μ. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 6.) *Ib*, basale Insertionsstelle des Organs.

Tafel IV.

Fig. 57. *Sarcophaga.* Kleines Chordotonalorgan. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 8.)

Fig. 58. *Sarcophaga.* Kleines Chordotonalorgan. Längsschnitt. Kons. Gilson-Perényi; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 8.)

Fig. 59. *Calliphora.* Kleines Chordotonalorgan. Kons. Alkohol-Salpetersäure; Färb. Eisenhaem. (Vergr. 2 mm, 8.) *F*, Mantel von Faserzellen.

Fig. 60*a—f*. *Calliphora.* Querschnitte durch das kleine Chordotonalorgan. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. Erythrosin. (Vergr. 2 mm, 12.) 60*a*, Region der Sinneszellen; *b—d*, Region der Hüllzellen; *e* und *f*, Region der Deckzellen.

Fig. 61*a—c*. *Sarcophaga.* Querschnitt durch das kleine Chordotonalorgan; 3 μ. Kons. Alkohol-Eisessig; Färb. Eisenhaem. (Vergr. 2 mm, 12.) Region des stiftförmigen Körperchens.

Die Sehorgane der Larve und Imago von Dytiscus marginalis.

Von

Karl Günther
aus St. Petersburg.

(Aus dem Zoologischen Institut Marburg.)

Mit 36 Figuren im Text.

Die Veranlassung zu den hier dargestellten Untersuchungen gab die Absicht, die rudimentären Larvenaugen genauer zu studieren und überhaupt das Schicksal der Stemmata während der Metamorphose zu verfolgen. Daraus ergab sich dann das kaum zu umgehende Studium der Stemmata sowohl, wie auch der Komplexaugen. Es wird gebeten vorliegende Studien unter diesem Gesichtswinkel zu betrachten und nicht als eine Durcharbeitung des schwierigen Gebietes der einfachen und zusammengesetzten Augen ansehen zu wollen. Einen solchen Anspruch erhebt die Arbeit umso weniger, als sie sich auf ein einziges in vieler Hinsicht nicht einmal besonders günstiges Objekt, den *Dytiscus marginalis* beschränkt und sich damit in den Rahmen der Untersuchungen einfügen soll, die im hiesigen zoologischen Institut an diesem Insekt ausgeführt wurden. Ich selbst bin daran noch mit andern Untersuchungen beteiligt, möchte aber die hier vorliegenden schon jetzt mitteilen, da sie einen gewissen Abschluß erreichten und in verschiedner Richtung zu neuen Ergebnissen führten.

Zur Orientierung über den Stand der Frage sei mir zunächst ein kurzer historischer Überblick gestattet.

Die ersten Untersuchungen über die morphologischen und physiologischen Verhältnisse der Augen, die auch heute noch fast in vollem Umfange anerkannt werden, verdanken wir wohl JOHANNES MÜLLER. Es ist auch das Verdienst MÜLLERS die Verhältnisse der Einzelaugen bei Krebsen und Insekten zu den Komplexaugen genauen Studien unterworfen zu haben, die ihn zu der Aufstellung der bekannten Theorie des »musivischen Sehens« führten.

In einen deutlichen Gegensatz zu JOH. MÜLLER stellt sich LEYDIG. Er kommt zu dem Resultat, daß Einzelauge und Fazettenauge als morphologisch und physiologisch gleichwertig zu erachten sind. Diese Auffassung ist wohl vor allem darauf zurückzuführen, daß LEYDIG in dem Glaskörper einen Teil der recipierenden Elemente erblickt und die Gesamtheit der Kristallkegel eines Komplexauges morphologisch mit dem Glaskörper eines Einzelauges auf eine Stufe stellt.

Es ist nun das Verdienst GRENACHERS diese Frage endgültig geklärt zu haben. Die großen Fortschritte der Technik machten es ihm möglich die morphologischen Verhältnisse viel genauer zu studieren als seine Vorgänger, und auf Grund dieser Studien schließt er sich der Theorie JOH. MÜLLERS an.

GRENACHER stellte zunächst in den Einzelaugen das Vorhandensein eines selbständigen Glaskörpers, der mit den recipierenden Elementen in keinerlei Verbindung steht, fest. Dann kam er in bezug auf diese Elemente selbst zu dem Resultat, daß der bisherige »Nervenstab« aus einer großen Anzahl feinster nervöser Endorgane zusammengesetzt ist.

Was das Komplexauge anlangt, so sind auch hier GRENACHERS Befunde noch heute fast ausnahmslos maßgebend. Besonders dankenswert ist noch, daß er für die bis dahin verschiedenartig bezeichneten Elemente des Komplexauges feste Begriffe einführte.

Während die Untersuchungen dieser drei Forscher fast ausschließlich rein morphologischen Verhältnissen galten, ist auch die Entwicklung der Augen Gegenstand eingehender Untersuchungen geworden.

CARRIÈRE, PATTEN und JOHANSEN haben sich besonders mit der Entwicklung der Arthropodenaugen beschäftigt und besonders der letztgenannte Autor gibt eine eingehende Beschreibung der Entwicklung eines Komplexauges.

Jedoch auch nach der morphologischen Seite hin, haben wir auf dem Gebiete der Augenuntersuchungen in der letzten Zeit noch einmal einen großen Aufschwung zu verzeichnen. Dieser Aufschwung wird eingeleitet und begründet durch die umfassenden Untersuchungen RICHARD HESSES, der sich infolge seiner Durcharbeitung der Sehorgane von Tieren aus allen Abteilungen einen besonders weiten Blick auf diesem Gebiet erwarb. Sein Verdienst ist es, die Stäbchen der Stemmata und die Rhabdome der Ommatidien als Stiftchensäume von morphologischer Gleichwertigkeit erkannt zu haben. Ferner hat er festgestellt, daß die Retinula der Insekten primär aus acht Zellen besteht, die jedoch nicht alle an der Bildung des Rhabdoms beteiligt zu sein brauchen.

Die in neuester Zeit von Kirchhoffer angestellten Beobachtungen sind insofern von Wichtigkeit, als sie speziell an einer großen Anzahl von Käfern aller Gattungen angestellt wurden, und so zu vergleichenden Betrachtungen sehr geeignet sind. Im allgemeinen werden von ihm die Resultate der älteren Autoren, besonders aber die von Hesse bestätigt.

Georg Dietrich richtet seine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Untersuchung des Kristallkegels, er gehört aber auch zu den wenigen Autoren, die das Vorhandensein rudimentärer Larvenaugen im Bereiche der Augenanlage der Imago festgestellt haben.

Im Ganzen läßt sich bei Betrachtung der historischen Entwicklung der Augenforschung insonderheit auf dem Gebiete der Arthropoden feststellen, daß diese Entwicklung auf einem gewissen Höhepunkt angelangt ist und in bezug auf die allgemeinen großen Fragen wohl ganz gelöst sein dürfte. Was die spezielle Forschung anlangt, so werden zu den bestehenden offenen Fragen immer noch neue hinzutreten, wie die hier dargebotene kurze Abhandlung auch schon zur Genüge dartun dürfte. Es möge ihr vergönnt sein einen geringen Beitrag zur Lösung dieser Fragen zu liefern.

Wie bereits betont wurde, ist nur ein Objekt und zwar *Dytiscus marginalis* zu den genaueren Beobachtungen herangezogen worden.

Es sollen zunächst:

1. Die Stemmata

nach ihren morphologischen Verhältnissen sowohl bei jüngeren als älteren Larven einer Betrachtung unterzogen werden. Dann kommt:

2. Der Augenfleck,

ein Organ zur Beschreibung, das im Verbande der larvalen Augenanlage liegt und bis jetzt noch nicht genau untersucht ist.

Hieran schließt sich:

3. Das Verhalten der Stemmata während der Metamorphose,

eine Beobachtung, die an dem lebenden Material gemacht wurde und die schon äußerlich den in dem folgenden Kapitel:

4. Die Entwicklung des Komplexauges

zur Beschreibung gelangenden Vorgang zeigt. Im Anschluß an diese Entwicklungsvorgänge soll dann:

5. Das Komplexauge

nach seiner morphologischen Seite hin einer Betrachtung unterworfen werden.

Es ist mir ein Bedürfnis meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. KORSCHELT, für die freundliche Anregung zu dieser interessanten Arbeit, sowie für die liebenswürdige Unterstützung während der Ausführung derselben meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ferner danke ich Herrn Prof. MEISENHEIMER, Dr. TÖNNIGES, Dr. KAUTZSCH und Dr. HARMS für ihre freundlichen Unterstützungen und Ratschläge, die sie mir zuteil werden ließen.

Technik.

Das zur Untersuchung gelangte Material wurde zum größten Teil im hiesigen Institut von mir aus Eiern aufgezogen und nur in einzelnen Exemplaren in den benachbarten Teichen und Tümpeln gefangen.

Als Konservierungsflüssigkeiten kamen in Betracht:

1. Alkohol,
2. Alkohol 75% + Essigsäure 25%,
3. Sublimatlösung,
4. Sublimatlösung + Essigsäure,
5. Chromsäure + Osmiumsäure + Essigsäure (FLEMMINGsches Gemisch).

Die Einwirkungsdauer richtete sich nach der Stärke der angewandten Lösung und nach dem Umfang des Objekts. Die günstigsten Resultate wurden erzielt durch die unter 2 und 5 angeführten Methoden.

Nach der Härtung in Alkohol wurde das Material in Chloroform übergeführt und in Paraffin eingebettet. Die Einbettung über Xylol erwies sich als nicht vorteilhaft.

Dem Schneiden — besonders von fortlaufenden Serien stellte sich die Härte des Chitins als schwieriges Hindernis entgegen. In manchen Fällen erwies sich die Anwendung von Mastix als ausreichend und es wurde auf diese Art besonders jüngeres Material mit Erfolg geschnitten. Das Chitin älterer Larven oder Käfer mußte nach der von HESSE empfohlenen Art im Paraffin abpräpariert werden. Die von HENNINGS angewandte Lösung, bestehend aus Sublimat + Chromsäure + Pikrinsäure + Salpetersäure, zerstörte die feineren Elemente vollständig, so daß sie nicht weiter in Betracht kam.

Die Färbung der Schnitte, deren Dicke sich zwischen 3 und 15 μ bewegte, geschah in der Hauptsache mit Hämatoxylin nach DELAFIELD und Nachfärbung mit Eosin, oder bei dem nach Methode 5 konservierten Material mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN.

Bei der Untersuchung der feineren Struktur der Augenanlagen bildete oft das Pigment ein erhebliches Hindernis und es wurden zu seiner teilweisen oder vollständigen Beseitigung in der Hauptsache zwei Methoden angewandt. Um die in Alkohol von 70% oder 80% liegenden Totalpräparate von Augen — besonders Stemmata — zu entpigmentieren, wurden in das betr. Schälchen, in dem diese Organe lagen, in ihre unmittelbare Nähe geringe Mengen von Chlorkalk gebracht und dann dem Alkohol ein Tropfen Salzsäure beigefügt. Diese Salzsäure führt eine allmähliche Zersetzung des Chlorkalks herbei und das in geringen Mengen freiwerdende Chlor zerstört das Pigment ohne dem Gewebe Schaden zuzufügen. Wenn größere Pigmentmassen zerstört werden sollen, empfiehlt es sich nach Verlauf von $^1/_2$ Stunde einen weiteren Tropfen Säure zu geben, jedoch muß man sich genau überzeugen, daß von der zuerst beigefügten Menge nichts mehr vorhanden ist.

Die Entpigmentierung von Schnitten geschah mit Hilfe der von Hennings angewandten Mischung aus $^2/_3$ 80% Alkohol + $^1/_3$ Glyzerin + 2% Salpetersäure. Hennings hat diese Flüssigkeit mit Erfolg bei einer Temperatur von 30° angewandt, jedoch dauert auf diese Art die Entpigmentierung eines Schnittes von 8 μ Dicke ungefähr 4—5 Tage. Daher wurde der Versuch gemacht die Entpigmentierung bei höherer Temperatur vor sich gehen zu lassen. Am günstigsten zeigte sich hierbei die Temperatur zwischen 45° und 50°. Im Verlauf von 24 Stunden konnte auf diese Art jede Schnittserie von Pigment befreit werden. Nach erfolgter Entpigmentierung müssen die Schnitte in Alkohol von 60% intensiv ausgewaschen werden.

Die Stemmata.

Die Augen der Dytiscidenlarven, die seit Grenachers umfassenden Untersuchungen als klassisches Beispiel für Einzelaugen von Arthropoden gelten, bieten bei genauer Beobachtung doch noch einige neue Momente und es ist dem bisher über sie bekannt gewordenen noch mancherlei hinzuzufügen.

Sehr genaue Bilder von jungen sowie alten Larven sind bereits von Blunck gegeben worden, und die Fig. 1 soll nur die Lage der Augen in bezug auf die übrigen Organe des Kopfes zeigen.

An jeder Seite des Kopfes liegen auf einer kleinen buckelförmigen Erhöhung sechs Einzelaugen. Eine Verbindungslinie dieser Augen würde die Form einer Ellipse annehmen, deren längere Achse in dorsoventraler Richtung verläuft. Grenacher ordnet die Stemmata kreisförmig an, und ich habe gefunden, daß es Individuen gibt, die eine solche Anordnung zeigen. Anderseits sind aber recht langgestreckte Ellipsen nicht selten und sogar die Form vollkommener

Rechtecke ist häufig anzutreffen. Es ergibt sich also hieraus, daß die äußere Form der gesamten Augenanlagen individuell verschieden ist, wenn auch im allgemeinen die Ellipse vorherrscht. Außerdem ist die jeweilige Altersstufe der Larve für die Form der Augenanlage noch von Bedeutung.

Wie die Fig. 1 zeigt entfallen vier Stemmata auf die Dorsalseite des Kopfes, während die beiden übrigen ventral liegen. Das der Medianlinie am nächsten gelegene Augenpaar zeichnet sich durch die längliche Form seiner Linsen (Fig. 1 *l*) von dem nächstgelegenen Paar aus, dessen Linsen einerseits in der Aufsicht ziemlich kreisförmig erscheinen, anderseits aber auch noch an Größe erheblich zurückstehen. Die beiden ventralen Einzelaugen zeigen wieder die längliche Form der Linsen, aber auch ihre Größe ist bedeutend geringer. Viel deutlicher tritt der Unterschied in den Größenverhältnissen in den Stemmata bei der verwandten Gattung *Acilius* hervor. PATTEN sah sich deshalb genötigt bei der Betrachtung dieser Augen für ein jedes eine besondere Beschreibung zu geben. Nach diesen äußerlichen Verschiedenheiten zu schließen, müßten auch die Stemmata in ihrer ganzen Form und in ihrem inneren Bau paarweise voneinander unterschieden

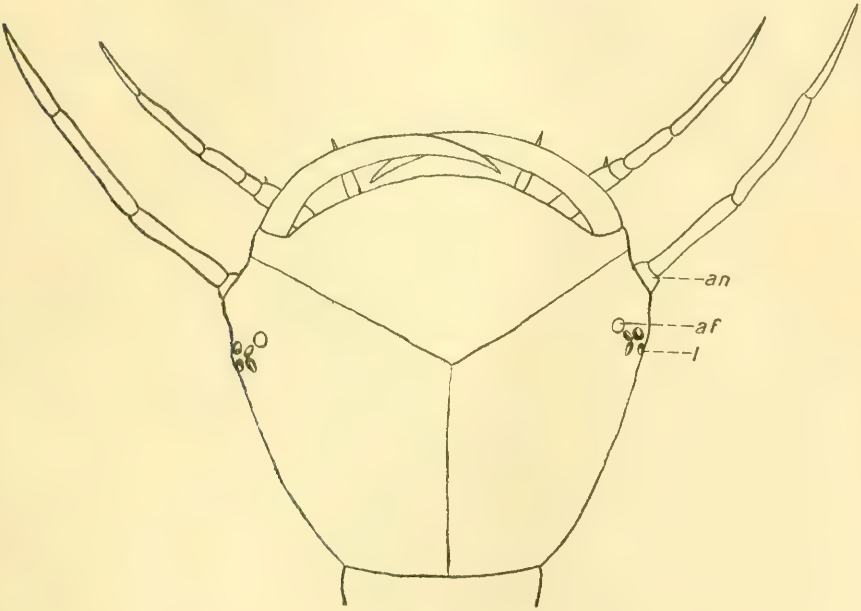


Fig. 1.

Kopf einer jungen Larve von *Dytiscus marginalis*, von oben. *af*, Augenfleck; *an*, Antenne; *l*, Linse.

sein. Dies läßt sich auch schon teilweise durch die Beobachtung am lebenden Objekt erkennen. Die Cuticula der Larve ist durchsichtig genug, um zu zeigen, daß die Augen, die zu den langgestreckten Linsen gehören eine plattgedrückte birnförmige Gestalt haben. Die kreisförmigen Linsen hingegen gehören zu Augen, deren Form der eines Bechers nahe kommt. Bei der Untersuchung des inneren Baues der Stemmata sind zum größten Teile die dorsalen herangezogen worden, da diese im bezug auf die einzelnen Elemente am reichlichsten ausgestattet sind.

Drei Arten von Elementen sind bei einer solchen Betrachtung hauptsächlich zu unterscheiden:

1. Die Elemente zur Leitung und Brechung des Lichts. Hierzu gehören Linse, Glaskörper und Pigment.
2. Die lichtempfindlichen oder recipierenden Elemente. Die Sehzellen und Stäbchen.
3. Die nervösen Elemente: Nervenfibrillen, Einzelaugennerv und Ganglion opticum.

Die Fig. 2 zeigt einen Längsschnitt durch ein Larvenauge von *Dytiscus marginalis.* Schon auf den ersten Blick ergibt sich, daß alle Elemente dieses Auges aus einer Zellschicht hervorgegangen sind. Ihre enge Verbindung mit der Larvenhypodermis läßt sie einfach als Modifikation derselben erscheinen.

Grenacher bezeichnet die Larvenaugen von *Dytiscus* und *Acilius* deshalb als besonders »interessant«, »da sie deutlicher als alle mir bekannt gewordenen Formen des Sehorgans innerhalb des Arthropodentypus die morphologische Zusammengehörigkeit der Elemente des Auges und des Integuments (der Hypodermis) auch noch im fertigen Organ erkennen lassen«.

Patten ließ ursprünglich die Einzelaugen von *Acilius* als mehrschichtige Anlagen entstehen. Im Verlaufe späterer Arbeiten gibt er aber zu, sich in diesem Punkte geirrt zu haben, weshalb es sich wohl erübrigt näher darauf einzugehen.

Betrachtet man nun einmal in Fig. 2 von der Grenze zwischen Hypodermis und Auge ausgehend in centripetaler Richtung fortschreitend nacheinander die Elemente des Stemmas, so trifft man auf verschiedenartige Differenzierungen, die nach ihrer Lage oder physiologischen Bedeutung erklärt werden müssen.

Die peripher gelegenen Zellelemente schließen sich mit ihren distalen Enden nach dicht an die Cuticula oder an den äußeren Rand der Linse an, sie haben also zweifellos noch die Bedeutung der Hypodermis als Matrix der Cuticula und in diesem Falle besonders der Linse. Die proximalen oder basalen Teile dieser Zellen haben aber auch noch eine besondere Bedeutung. Ihnen fällt schon die Produktion von Pigment zu, das sich dann über die ganze Länge der Zellen ausdehnt. Die Kerne liegen wie diejenigen der Hypodermis noch in ziemlicher Nähe der Cuticula.

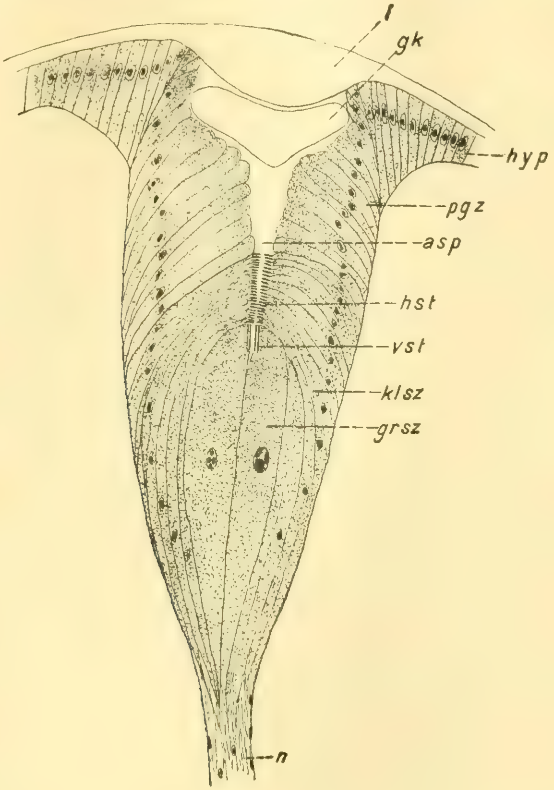


Fig. 2.

Längsschnitt durch ein Larvenauge von *Dytiscus marg.* *asp*, Augenspalt; *gk*, Glaskörper; *grsz*, große Sehzellen; *hst*, horizontale Stäbchen; *hyp*, Hypodermis; *klsz*, kleine Sehzellen; *l*, Linse; *n*, Nerv; *pgz*, Pigmentzellen; *vst*, vertikale Stäbchen.

Aber schon die folgenden etwas mehr central gelegenen Elemente zeigen, daß die Kerne allmählich nach den basalen Enden hinrücken, bis sie ungefähr im letzten Drittel der Zellen liegen bleiben. Die basalen Zellenden sind auf dem in Fig. 2 dargestellten Schnitt infolge der etwas schrägen Schnittführung nicht getroffen, sie laufen allmählich in Form einer Spitze aus, während sie distal wie die Fig. zeigt in unmittelbarer Nähe des Glaskörpers endigen. Dies sind eben die Glaskörperzellen. Während die vorigen als Matrix der Linse anzusehen sind, müssen diese unbedingt für die Mutterzellen des Glaskörpers angesprochen werden. Der Glaskörper zeigt bei jüngeren Larven die Form eines stumpfen Kegels, dessen Boden- und Mantelfläche eine schwache Wölbung nach innen zeigen (Fig. 2 *gk*). Bei älteren Larven hingegen nimmt er eine uhrglasartige Form an, und es will auch erscheinen, als ob der Glaskörper der erwachsenen Larven relativ kleiner sei, als derjenige bei jungen. Auch den Glaskörperzellen fällt eine zweite Bedeutung zu. Sie sind ebenfalls und zwar noch im verstärkten Maße Träger von Pigment. Besonders in den distalen dem Lichte zugekehrten Partien findet eine große Anhäufung von Pigment statt.

Bis auf einige Punkte decken sich meine Beobachtungen über Linse, Glaskörper und Pigment mit denjenigen der Autoren. Die Befunde von PATTEN möchte ich hier nicht zum Vergleich heranziehen, da er von der oben schon erwähnten falschen Voraussetzung bei der Untersuchung der Asciliuslarven ausgegangen ist. GRENACHER bezeichnet die Linse als farblose bikonvexe Verdickung der Cuticula. Dem wäre höchstens noch hinzuzufügen, daß die Linse erst im späteren Alter als bikonvex erscheint, während junge Larven eine plankonvexe Linse — die Wölbung nach innen gerichtet — zeigen. Fig. 2 stellt einen Übergang von der plankonvexen zur bikonvexen Linse, die in Fig. 3 vertreten ist, dar.

Was die peripheren Zellelemente betrifft, so legt GRENACHER Wert darauf, daß sich die unmittelbar an das Auge angrenzenden Zellen der Hypodermis schräg stellen und sich dadurch mit ihren distalen Enden von dem Auge abkehren. Und daß ferner, die dem Augenverbande selbst angehörenden Zellen, sich allmählich, je mehr sie sich der Augenachse nähern, nach dieser hinneigen. Bei meinen Untersuchungen ergab es sich im allgemeinen, daß die begrenzenden Hypodermiszellen auf der Cuticula senkrecht standen, oder doch nur eine geringe Neigung nach dieser oder jener Richtung zeigten. Nur bei ganz jungen Larven schien mir die von GRENACHER angegebene Tendenz häufiger zu sein, und auch die große Länge der Hypodermiszellen im Verhältnis zu den übrigen Elementen konnte nur im bezug auf junge Larven bestätigt werden. Es sind also von GRENACHER jedenfalls aus technischen Gründen keine erwachsenen Larven zur Untersuchung gelangt. Das scheint mir auch folgender Umstand noch besonders zu bestätigen. Weiter oben wurde der Glaskörper bereits als kegel- oder uhrglasförmiger Körper beschrieben, der aus einer gallertartigen Masse besteht.

Grenacher nun und Hesse, der sich ihm anschließt, ohne »aus Mangel an Material, alle Befunde genau nachgeprüft zu haben«, kommen zu einem anderen Resultat. Grenacher gibt von dem Glaskörper folgende Beschreibung: »Die bis an die Linsenperipherie herantretenden Zellen sind ihrer ganzen Länge nach pigmentiert, auf sie folgen solche, die sich an die innere Oberfläche der Linse anlegen, dann weitere, welche die Linse selbst nicht mehr berühren, sondern in der Achse des Auges mit entsprechenden von der andern Seite herankommenden zusammentreffen. Bei den beiden zuletzt genannten rücken die Kerne succesive wieder an das Hinterende der Zellen und die Pigmentierung erstreckt sich nicht mehr über die ganze Zelle, sondern bleibt auf die hintere

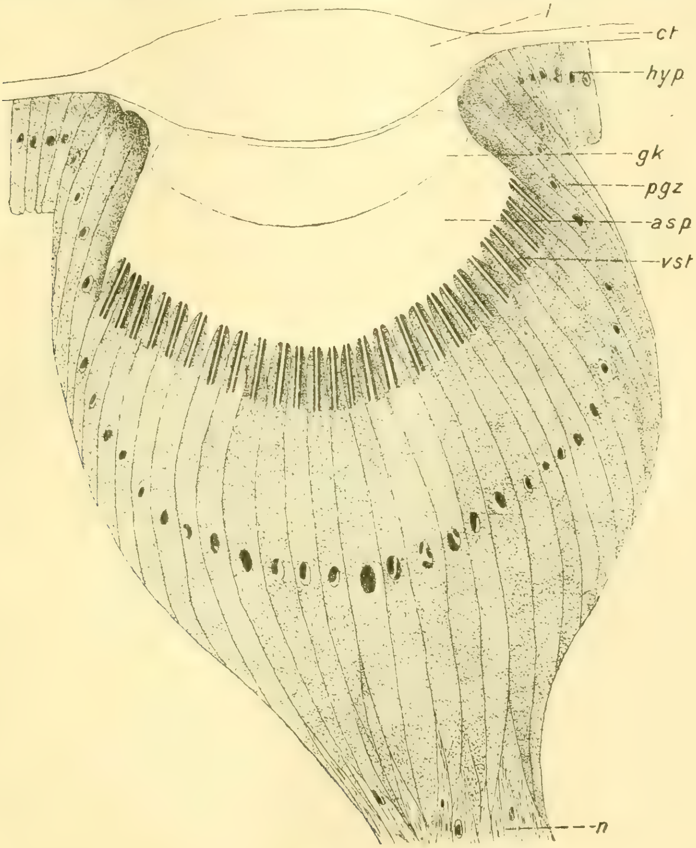


Fig. 3.

Medianer Längsschnitt durch dasselbe Auge (Fig. 2), zu dem vorigen Schnitt (Fig. 2) senkrecht stehend. Der Schnitt verläuft im Augenspalt, daher horizontale Stäbchen nicht getroffen. *asp*, Augenspalt; *ct*, Cuticula; *gk*, Glaskörper; *hyp*, Hypodermis; *l*, Linse; *n*, Nerv; *pgz*, Pigmentzelle; *vst*, vertikale Stäbchen.

Hälfte, mehr oder weniger, beschränkt, während die vordere bzw. in der Bahn der eintretenden Lichtstrahlen liegende durchsichtig und klar bleibt.« Diese distalen Zellabschnitte stellen für ihn den Glaskörper dar.

Auf die Embryonalentwicklung und auf eine kurze Zeit der nachembryonalen Entwicklung mögen diese Beobachtungen zutreffen. Jedoch steht fest, daß schon bei relativ jungen Larven — vielleicht am Ende der ersten Häutungsperiode — der Glaskörper wirklich als besonderer Körper auftritt. Er wäre also als ein Secret der Glaskörperzellen zu betrachten, wie das Chitin als ein Secret der Hypodermiszellen anzusehen ist. Bei den jungen Larven würden dann nach den Beobachtungen von GRENACHER dieses Secret schon die Funktion eines Glaskörpers haben, wenn es noch innerhalb seiner Mutterzelle liegt und deren distales Ende vollständig erfüllt.

Auf die Glaskörperzellen folgt nun eine Kategorie von Zellelementen, die vielleicht ursprünglich auch zu ihnen gehört hat, jetzt aber nicht mehr an den Glaskörper heranreicht. Die distalen Enden dieser Zellen neigen sich immer mehr nach der Augenachse hin, bis sie schließlich fast senkrecht auf ihr stehen. Dabei nähern sie sich, je weiter sie an das Augencentrum herankommen, einander immer mehr, und es entsteht auf diese Art in den langgestreckten Augen ein V-förmiger Spalt, an dessen Stelle bei den runden Augen ein trichterförmiger Raum tritt. Die Begrenzungszellen dieses Augenspalts zeigen sich besonders in ihren distalen Teilen durch große Pigmentmassen aus, weshalb sie einfach als Pigmentzellen (Fig. 2 *pgz*) bezeichnet sind. Es ist nicht ausgeschlossen, daß der Augenspalt in dem Umfange, wie ihn die Fig. 2 (*asp*) zeigt, ein Produkt der Konservierung ist, denn ein solch großer freier Raum im Innern eines Organs dürfte etwas unwahrscheinlich erscheinen. Zweifellos müssen aber die Lichtstrahlen von dem Glaskörper aus einem Weg finden, der sie dem wichtigsten Teil des Auges, den recipierenden Elementen zuführt.

Die lichtempfindlichen Elemente im Einzelauge der Arthropoden sind häufig Gegenstand von Untersuchungen gewesen, aber die Resultate gehen meist weit auseinander.

Zunächst sollen meine Befunde in bezug auf die Sehzellen und Stäbchen im Dytiscidenauge dargestellt werden. An die Pigmentzellen des Augenspalts schließen sich in centripetaler Richtung Zellen an, deren distale Enden ebenfalls horizontal liegen, und die morphologisch nicht von den vorhergehenden zu unterscheiden sind. Sie führen ebenfalls Pigment und ihre Kerne liegen ungefähr im letzten

Drittel des Zelleibes. Diese Zellen nun tragen an ihren distalen Enden nach der Augenachse hin gerichtet einen glashellen Aufsatz — das Stäbchen. Dieses Stäbchen erscheint in der Form eines hohlen Kegels, in den das Zellende gleichsam hineingepreßt ist. An der Spitze wie an der Basis ist der Kegel offen und würde also mathematisch als Mantel eines Kegelstumpfs anzusprechen sein. Natürlich sind diese Elemente gegen alle Agentien sehr empfindlich und es lassen sich wohl kaum Bilder erzielen, die dem lebenden Objekt vollständig gleichkommen, aber wie mir die Präparation eines lebenden Auges zeigte, scheine ich mit obiger Beschreibung der Natur am nächsten gekommen zu sein. Auf den feineren Bau der Stäbchen will ich erst an späterer Stelle eingehen. Es bleibt noch zu bemerken, daß die basalen Enden dieser Zellen mit je einer Nervenfaser in Verbindung stehen, welche dann zusammen den Nerv des Einzelauges bilden.

Diese Sehzellen mit den horizontalen Stäbchen sind nun aber nicht die einzigen lichtempfindlichen Elemente im Auge der Dytiscidenlarve. Wenn man vom Augenspalt her in centripetaler Richtung ihre Lagerung verfolgt, so zeigt sich, daß sie plötzlich ungefähr im Mittelpunkt des Auges abgelöst werden von sehr großen Stäbchen, die der Augenachse parallel laufen (Fig. 2 *vst*). Der in Fig. 2 dargestellte Schnitt, der senkrecht zur Augenspalte geführt ist, zeigt zwei solcher großer vertikaler Stäbchen und läßt schon erkennen, daß diese Stäbchen am Boden der Augenspalte zwei parallele Reihen bilden. Der Schnitt in Fig. 3 hingegen ist in der Richtung der Augenspalte gelegt, und zwar so, daß er wohl die fast median stehenden Vertikalstäbchen (Fig. 3 *vst*) noch trifft, peripher aber in dem Augenspalt verläuft und keine quer geschnittenen Horizontalstäbchen aufweist.

Wie Fig. 2 u. 3 beweisen, zeichnen sich die vertikalen Sehzellen ebenso wie ihre Stäbchen durch die Größe aus. Im bezug auf Pigment und Nerven verhalten sie sich genau so wie die horizontalen Sehzellen. Nur ihre Kerne sind nicht soweit proximal gelegen, als die der letzteren.

Grenacher nun kommt in bezug auf die recipierenden Elemente zu etwas anderen Resultaten, wenn die Differenzen auch nicht gerade fundamentaler Natur sind. Nach seiner Ansicht, die ja auch durch die Auswahl des Materials begründet sein dürfte, schließen sich an die Glaskörperzellen direkt die Sehzellen — in ihrer Gesamtheit als Retina bezeichnet — an. »Verfolgt man den inneren Kontur des Schnittes, so erinnert nichts daran, daß man auf einmal an der Grenze zweier physiologisch so ungleichwertiger Zellkategorien steht.« Ich habe bereits zugegeben, daß in frühester Jugend die von mir als

Pigmentzellen bezeichneten Elemente ebenfalls die Bedeutung von Glaskörperzellen haben können. Wie aber die Fig. 2 zeigt, schließen sich bei älteren Larven die Sehzellen nicht mehr direkt an die Glaskörperzellen an.

Was die Stäbchen anlangt, so bezeichnet sie GRENACHER als vorn und hinten offene Röhren, »die die vorderen Enden der Retinazellen cylindrisch umschließen«. Ob die Stäbchen cuticulare Ausscheidungen oder partielle Umwandlungen der Sehzellen sind, vermag er nicht zu entscheiden.

Die Hauptsache ist, daß GRENACHERS Stäbchen mit den dazugehörigen Sehzellen alle in der Richtung der Augenachse verlaufen, das heißt, daß er nur vertikale Stäbchen gesehen hat, die die distalen Enden der Retinazellen umschließen. Jedoch fügt er später hinzu, daß er sich für die angegebene Form der Stäbchen nicht verbürgen könne, denn es sei ihm nicht möglich gewesen, Querschnitte durch sie herzustellen.

Mit dieser Einschränkung hat er sehr recht, denn es handelt sich bei diesen vertikalen Stäbchen tatsächlich nicht um offne Röhren, sondern um Halbrohre, die nicht das ganze Zellende umgeben, sondern nur soweit reichen, als die Zelle dem Lichte ausgesetzt ist. Die distalen Enden dieser Zellen erscheinen mir nicht wie GRENACHER angibt, dünn ausgezogen, sondern sie müssen vielmehr wie die Fig. 2 zeigt, eher als keulenförmig bezeichnet werden (Fig. 2 *grsz*). Im bezug auf das Pigment komme ich zu denselben Resultaten wie GRENACHER, jedoch was die Kerne anlangt, so habe ich niemals gefunden, daß sie in den vertikalen Sehzellen soweit proximal liegen, wie er es angibt. Von den horizontalen Sehzellen und Stäbchen hat er nichts gesehen. Vielleicht ist auch hier das Material nicht günstig gewesen, oder er hat die an recipierenden Elementen ärmeren mittleren oder ventralen Augen untersucht.

Zu wesentlich andern Resultaten gelangt HESSE, wenn er auch bei seinen Untersuchungen hauptsächlich Wert auf den feineren Bau der Stäbchen legt. Nach seinem Befund »finden wir die recipierenden Elemente so angeordnet, daß die Zellkörper, welche etwa senkrecht zur Medianebene des Auges, also parallel der Cuticula liegen, gegen die Augenachse zu einen Anhang — das Stäbchen — tragen. Er betrachtet also die von mir als horizontale Stäbchen bezeichneten als die einzigen lichtempfindlichen Elemente im Auge der Dytiscidenlarve, wenn er auch wieder einschränkend hinzufügt, daß er nicht sicher sei, ob es noch weitere recipierende Elemente gäbe.

Was nun die Form der von Hesse beobachteten Stäbchen betrifft, so stehen seine Angaben in einem direkten Gegensatz zu den von Grenacher und den meinigen. Während ich mit dem letzteren darin übereinstimme, daß die Stäbchen auf jeden Fall hohle Gebilde sind, die dem Zellende an- oder aufsitzen, ohne Rücksichtnahme auf ihre äußere Form, gelangt Hesse zu folgender Ansicht: Die Stäbchen sind fast massive Anhängsel der Retinazellen, und sind nach der Augenachse hin geschlossen. Ferner legen sich diese Stäbchen mit ihren Außenwänden sehr dicht aneinander gleichsam eine zusammenhängende Bekleidung der Retina bildend. Wie ich schon bei der Besprechung der horizontalen Stäbchen bemerkte, handelt es sich aber ganz entschieden um hohle Gebilde und ein Querschnitt durch die Region der horizontalen Sehzellen, wie er in Fig. 4 dargestellt ist, zeigt deutlich, daß die Stäbchen an beiden Enden offen sind. Natürlich nehmen sie durch die Konservierung mancherlei Formen an, aber der Typus des Hohlkegels ist bei den meisten deutlich ausgeprägt. Auch dürfte aus der Fig. 4 hervorgehen, daß sich die Stäbchen keineswegs berühren, sondern daß sie vollständig isoliert voneinander in den Augenspalt hineinragen.

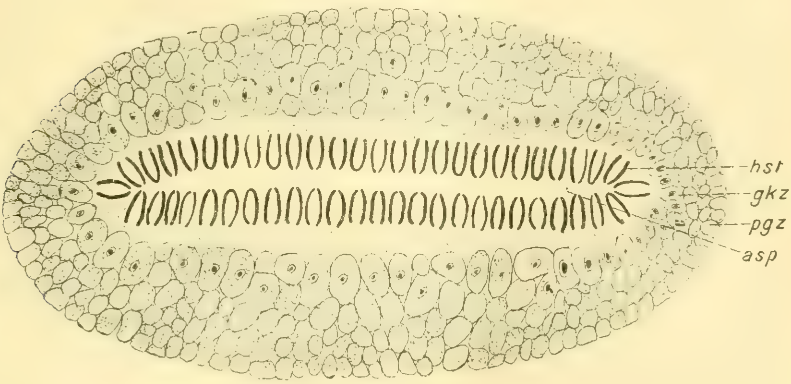


Fig. 4.

Querschnitt durch die Region der horizontalen Stäbchen. *asp*, Augenspalt; *gkz*, Glaskörperzellen; *hst*, horizontale Stäbchen; *pgz*, Pigmentzellen.

An dieser Stelle dürfte es angebracht sein die morphologischen Befunde Pattens im bezug auf die Augen der Larven von *Acilius* vergleichend heranzuziehen. Jedoch hat auch Grenacher diesen Augen bereits eingehende Beachtung geschenkt und ich will deshalb seine Resultate erst kurz zusammenfassen. Die Linse zeigt dieselben Eigenschaften wie bei *Dytiscus*, jedoch der Glaskörper weist eine fundamentale

Verschiedenheit auf. Während bei *Dytiscus* der Glaskörper als distales Ende einer Zelle erscheint, die noch eine weitere Bedeutung nämlich die Lieferung von Pigment hat, setzt sich der Glaskörper von *Acilius* aus besonderen Glaskörperzellen zusammen, die ihrer ganzen Ausdehnung nach mitsamt ihren Kernen zwischen Linse und Retina liegen. Diese Retina nun, die nach GRENACHER halbkugelig ist, — d. h. die Stäbchen kleiden einen halbkugeligen Raum aus — besitzt bei zwei Augen jeder Seite eine besondere Eigentümlichkeit. Sie wird nämlich durch eine tiefe Spalte in zwei Hälften zerlegt, und diese Spalte wird nach innen zu von zwei sehr großen Stäbchen ausgekleidet, die sich auf einem Medianschnitt als Reihe vertikaler Stäbchen ausweisen.

Dieser Befund bei *Acilius* erscheint nun sehr wichtig und fordert unbedingt zum Vergleich mit *Dytiscus* heraus. Bei dem letztgenannten findet ebenfalls eine Trennung der Retinaelemente in zwei, die Wände der Augenspalte auskleidende Hälften, statt, während in der Tiefe des Spalts mächtige vertikale Stäbchen auftreten. Man dürfte nicht fehlgehen, wenn man die GRENACHERsche halbkugelige Retina vergleicht mit den horizontalen Sehzellen und Stäbchen, wie ich sie im Dytiscidenauge festgestellt habe. Die Stäbchen haben sich eben hier mit ihren distalen Enden einander genähert und bei der großen Ausdehnung, die das Auge in der Längsrichtung (Fig. 4) erfahren hat, ist an Stelle der Halbkugel ein Spalt getreten. Die vertikalen Stäbchen mit ihren großen Sehzellen stimmen bei beiden Gattungen vollständig überein, denn auch für *Acilius* werden sie als der Zelle anliegend beschrieben.

Wenn mich die Befunde von GRENACHER in der Richtigkeit meiner Auffassung bestärken, so geschieht dies noch mehr durch einige Einzelheiten der PATTENschen Untersuchungen. Von der Retinophorentheorie soll hier nicht noch einmal die Rede sein, denn sie ist schon oft genug mit allem Nachdruck abgelehnt worden. Um PATTEN gerecht zu werden, habe ich mich auch bemüht, in den Retinazellen der Dytiscidenlarven, den von ihm beschriebenen zweiten Kern zu entdecken, aber ohne Erfolg. Wichtig ist, daß auch er das Vorhandensein von horizontalen und vertikalen Stäbchen bestätigt, die sich durch einen beträchtlichen Größenunterschied auszeichnen. Hinzu kommt noch, daß er auch zum Vergleich *Dytiscus* herangezogen hat, ohne leider eine eingehendere Beschreibung zu geben, als die folgende: All the larval ocelli of *Acilius* and *Dytiscus* contain more or less distinct dimorphic retinal cells. The giant cells always form a double row along the bottom of the furrow. Their free ends are bent at right angles and bear short but broad horizontal rods.

Dieser letzte Satz könnte nun den Anschein erwecken, als ob sich die PATTENschen Ermittelungen den meinigen entgegenstellten, aber es ist hier zu berücksichtigen, daß bei *Acilius* die Verschiedenheit zwischen den einzelnen Stemmata noch viel mehr ausgeprägt ist als bei *Dytiscus*. Diese vorliegende Beschreibung gilt keineswegs für jedes Auge, denn wie er in seiner Fig. 76 zeigt, gibt es auch wieder Augen, auf die meine Beschreibung der recipierenden Elemente von *Dytiscus* fast vollständig passen würde.

Was nun die Struktur der Stäbchen anlangt, so scheint diese in keinerlei Beziehung zu den äußerlichen morphologischen Verschiedenheiten zu stehen. Auf Schnitten stellen sich sowohl die Horizontal- als auch die Vertikalstäbchen dar als ob sie aus zwei gleichartigen Blättern zusammengelegt wären. Für die hohlkegelförmigen Stäbchen würde dies — in die Praxis umgesetzt — so erscheinen, als ob man zwei Hohlkegel so fest ineinander geschoben habe, daß die Innenwand des einen vollständig auf die Außenwand des anderen paßt, und daß sie so ein gemeinsames Ganzes bilden. Jedes dieser Blätter setzt sich nun aus einer großen Anzahl von Stiftchen oder Blättchen zusammen. Schließlich gehen von den Stäbchen aus noch sehr feine Fasern in das Innere der Zelle. Ob zu jedem der Stiftchen eine solche Faser gehört, konnte nicht festgestellt werden, aber zweifellos handelt es sich hier um feinste Nervenendigungen.

GRENACHER beschränkt sich bei seiner Beschreibung der Stäbchen sowohl für *Dytiscus* als für *Acilius* auf die äußere Morphologie und die Farbe, die er als rosenrot bezeichnet.

HESSE hingegen beschreibt sie folgendermaßen: »An den Flächen, welche die nebeneinander stehenden Stäbchen einander zukehren, sind sie mit breiten dunkelfärbbaren Säumen bedeckt. Auf den Querschnitten erkennt man an diesen Säumen deutlich eine Zusammensetzung aus einzelnen Stiftchen, die sich auf den Flächenschnitten durch die Säume als dichte Punktierung sehen läßt. Von den Stiftchen gehen gegen die Mitte des Stäbchens feine Fäserchen und vereinigen sich dort, indem sie umbiegen zu einem Faserzug, der in die Sehzelle eintritt. In den Fäserchen erblicke ich Neurofibrillen, in den Stiftchen ihre verdickten Enden die eigentlichen recipierenden Teile.« Daß die Stiftchen als Endigungen der feinsten Nervenfasern in Betracht kommen, erscheint mir sehr plausibel, obgleich ich mich leider nicht selbst davon überzeugen konnte, aber wenn HESSE sagt, daß von den Stiftchen aus gegen die Mitte der Stäbchen hin diese Fasern verlaufen, so muß ich mich gegen diese Auffassung erklären. Für mich ist mit Grenacher das Stäbchen allgemein gesprochen, ein hohler Aufsatz einer Zelle. Und es müßte dann heißen: von den Stiftchen aus verlaufen die Fasern im Protoplasma der Zelle, das bis an diese heranreicht.

Der Augenfleck.

Unter der Bezeichnung Augenfleck will ich ein Organ, das meines Wissens für *Dytiscus* noch nicht beschrieben ist, wenigstens nach seiner morphologischen Seite hin, einer Betrachtung unterziehen, und zwar so weit das mir zur Verfügung stehende Material dafür ausreicht. Daß letzteres nur im beschränkten Maße der Fall ist, verhehle ich mir keineswegs; der Grund dafür liegt darin, daß derartiges Material überhaupt nicht ganz leicht in genügender Menge zu beschaffen ist und daß ich erst im Lauf meiner Untersuchungen auf diese Verhältnisse aufmerk-

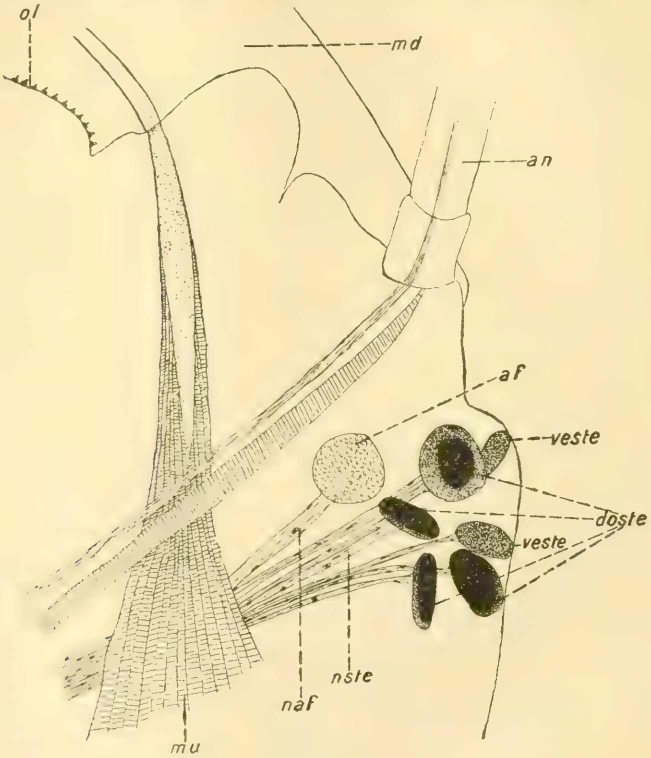


Fig. 5.

Seitlicher Abschnitt eines Larvenkopfes — aufgehellt. *af*, Augenfleck; *an*, Antenne; *doste*, dorsale Stemmata; *md*, Mandibel; *mu*, Muskulatur; *naf*, Nerv des Augenflecks; *nste*, Nerven der Stemmata; *ol*, Oberlippe; *veste*, ventrale Stemmata.

sam wurde, als das zur Verfügung stehende Material schon größtenteils für jene aufgebraucht war. Nichtsdestoweniger scheint es mir richtig, die zunächst noch etwas lückenhaften Beobachtungen hier mitzuteilen, obwohl sie eine endgiltige Beurteilung des eigenartigen Gebildes noch nicht gestatten.

In unmittelbarer Nähe des vorderen der beiden dorsalen Einzelaugen liegt, der Medianlinie etwas mehr genähert als dieses, ein schon mit bloßem Auge zu erkennendes Gebilde (Fig. 1 *af*, Fig. 5 *af*), das ungefähr folgenden Bau aufweist. Auf einem kreisrunden Fleck, der ungefähr die dreifache Größe einer Stemmatalinse besitzt, erhöht sich plötzlich die Cuticula um ein Geringes über die umgebenden Flächen, gleichzeitig auch eine andre, mehr feinkörnige Struktur aufweisend als diese. Die Veränderung der Struktur, die nichts bezweckt als eine Erhöhung der Durchsichtigkeit dieser Fläche, trägt auch dazu bei, daß man schon am lebenden Objekt Beobachtungen über die darunter liegenden Zellelemente anstellen kann. Man erkennt hohe Zylinderzellen mit spitzen basalen Enden, die sich in Nervenfasern fortsetzen. Der von der Gesamtheit dieser Fasern gebildete Nerv (Fig. 5 *naf*) führt zum Ganglion opticum. Weitere Einzelheiten lassen sich am Totalpräparat nicht feststellen, aber die durch das fragwürdige Organ gelegten Schnitte geben mancherlei Aufschlüsse, wenn sie auch noch zu keiner bestimmten Deutung führen.

In Fig. 6 ist ein Schnitt durch den Augenfleck einer sehr jungen Larve, wie er sich bei Querschnitten durch den Kopf ergibt, dargestellt. Die Cuticula (*ct*) zeigte im Gegensatz zu späteren Altersstufen noch keinerlei Veränderung. Was die Hypodermis anlangt, so findet man sie hier von der gleichen Höhe wie in allen übrigen Teilen der Augenregion. Plötzlich geht sie aber in sonderbar modificierte Zellen (Fig. 6 *sz*) über. Die distalen Enden dieser Zellen erweisen sich als wasserhell und zeigen nur geringe Spuren von der Körnelung des Protoplasmas. Außerdem erscheinen die Zellwände in diesen Partien noch besonders stark lichtbrechend, bei genauer Beobachtung die Vermutung nahelegend, daß die Zellenden mit einer Masse überzogen sind, die dieselben optischen Eigenschaften zeigt, wie das Stäbchen im Stemma. Der Kern dieser Zellen liegt in dem proximalen Ende, das mit gewöhnlichem Protoplasma erfüllt ist. Die von jeder Zelle ausgehende Nervenfaser unterscheidet sich durch nichts von den Nervenfasern der Retina im Einzelauge.

Neben diesen fraglichen Sehzellen finden sich nun im Augenfleck noch weitere Elemente, die ihn zu einem Sehorgan stempeln. Wie die

Fig. 6 zeigt schieben sich zwischen die primitive Retina und die Cuticula noch vereinzelte Hypodermiselemente, so daß wir es jetzt mit einer sekundär zweischichtigen Anlage zu tun haben. Diese Hypodermiszellen werden nun in der Achse des Augenflecks zu glashellen Zellen (*gkz*) modifiziert, die sich zu einem flachen Körper zusammenschließen, den ich kurz als Glaskörper bezeichnen will. Die Glaskörperzellen des Augenflecks verschmelzen nicht ganz miteinander, sondern lassen immer noch besonders an sehr dünnen Schnitten die Zellgrenzen erkennen. Dabei stellt es sich auch heraus, daß diese Zellen nicht senkrecht zur Cuticula stehen wie die Retinazellen, sondern daß sie dieser parallel laufen. Eine Begründung für dieses Verhalten kann ich nicht finden, jedoch will es mir nicht so sonderbar erscheinen, wenn ich es mit dem Grenacherschen Bild von dem jungen Larvenauge vergleiche. Auch dort haben wir eine horizontale Lage der Glaskörperzellen, wenigstens soweit als sie nicht auch noch als Pigmentzellen in Betracht kommen.

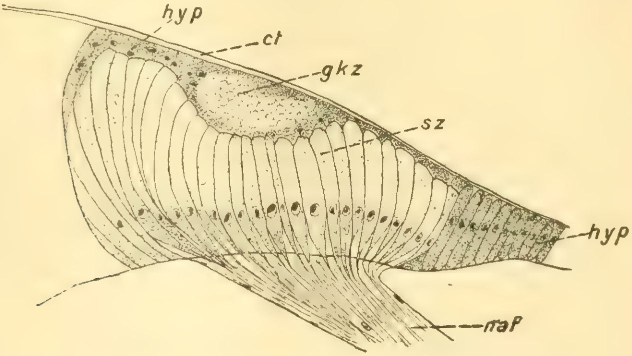


Fig. 6.

Schnitt durch den Augenfleck einer jungen Larve. *ct*, Cuticula; *gkz*, Glaskörperzellen; *hyp*, Hypodermis; *naf*, Nerv des Augenflecks; *sz*, Sehzellen.

Der Augenfleck der jungen Larve zeigt also morphologisch vollkommen die Verhältnisse eines Sehorganes, wenn auch das Vorhandensein von Pigment noch nicht nachzuweisen ist.

Ganz andre Verhältnisse treten uns jedoch bei erwachsenen Larven entgegen. Die Fig. 7 zeigt einen Schnitt durch den Augenfleck einer erwachsenen Larve, wie er sich bei einem Querschnitt durch den Larvenkopf ergibt. Das Organ selbst erscheint in diesem Querschnitt als scheibenförmiges Gebilde mit abgerundeten Rändern, jedoch besonders auffallend ist die Form, die die umgebende Hypodermis angenommen hat. Man könnte die Form dieses Schnittes am besten mit dem Querschnitt durch eine Zunge vergleichen. Und zu einer zungenförmigen Anlage ist der Augenfleck bei der vollständig erwachsenen Larve auch geworden. Während er in dem beschriebenen Jugendstadium vollständig im Verband der Hypodermis liegt, ist er jetzt für den größten Teil seiner Ausdehnung aus demselben herausgedrängt worden. Schon auf dem dritten Wachstumsstadium treten nämlich mit den hypodermalen Elementen der Larven insofern Veränderungen ein, als zahlreiche Faltungen durch die Vermehrung der Zellen hervorgerufen wurden.

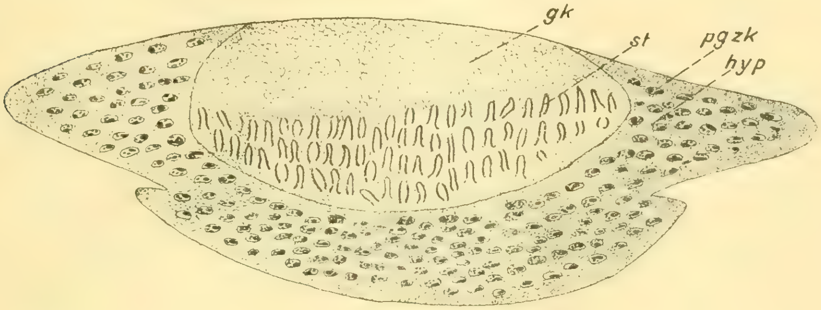


Fig. 7.

Schnitt durch den Augenfleck einer alten Larve. *gk*, Glaskörper; *hyp*, Hypodermis; *pgzk*, Pigmentzellkerne; *st*, Stäbchen.

Besonders die Stellen der Larvenhypodermis, die für die Anlage imaginaler Organe in Betracht kommen, sind lebhaften Zellvermehrungen und Faltungen unterworfen. Durch eine solche Faltung wird nun auch der Augenfleck, der der Faltung Widerstand leistet, aus dem Verbande der Hypodermis verdrängt, um nur noch an der Stelle an der der Nerv inseriert mit ihr in Verbindung zu bleiben. Daher dürfte wohl die Bezeichnung zungenförmig gerechtfertigt sein, und man hätte es sich jetzt so vorzustellen, daß die ehemals der Hypodermis angehörige Scheibe — der Augenfleck — jetzt zwischen der Hypodermis und der Cuticula liegt und nur noch an einer kleinen Stelle mit ihr in Verbindung steht.

Was die Zellelemente selbst betrifft, so sind mit ihnen keine wesentlichen innerenVeränderungen im Laufe des Larvenwachstums vor sich gegangen. Die als Glaskörperzellen bezeichneten Elemente haben sich wesentlich vermehrt und nehmen jetzt fast die Hälfte des ganze Organs ein. Die Sehzellen tragen deutliche Stäbchen, welche mit den horizontalen Stäbchen in den Einzelaugen eine große Ähnlichkeit aufweisen.

Von ziemlicher Wichtigkeit erscheint mir bei den erwachsenen Larven das Auftreten von Pigment im Bereiche des Augenflecks. Zwar ist das Pigment nicht in den Zellen des Augenflecks selbst zu finden, doch weist seine Lage in unmittelbarer Nähe desselben (Fig. 7 *pgzk*) darauf hin, daß es nur für dieses Organ Bedeutung haben kann.

Wenn man die morphologischen Verhältnisse des Augenfleckes bei einer jungen und einer alten Larve miteinander vergleicht, so ergibt sich ohne weiteres, daß der Augenfleck der alten bedeutend höher organisiert ist, als derjenige der jungen. Er weist sowohl einen umfangreichen Glaskörper als echte Stäbchen und Pigment auf, während bei der jungen Larve der Glaskörper wenig entwickelt war und Stäbchen nur andeutungsweise und Pigment gar nicht vorhanden waren.

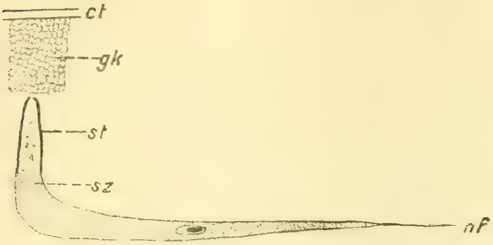


Fig. 8.

Schematischer Schnitt durch eine Sehzelle des Augenflecks. *ct*, Cuticula; *gk*, Glaskörper; *nf*, Nervenfaser; *st*, Stäbchen; *sz*, Sehzelle.

Es liegt also hier der Schluß nahe, daß es sich um ein Organ handelt, das erst für ältere Entwicklungsstadien von physiologischer Bedeutung ist. Um ein primitives Sehorgan handelt es sich auf jeden Fall, wenn auch nicht anzunehmen ist, daß dieses Organ Bilder aufnimmt, so dürfte es doch zweifellos zur Unterscheidung von Licht und Dunkelheit geeignet sein.

Zwei Autoren haben ein Organ beschrieben, das man wohl mit Recht mit dem Augenfleck von *Dytiscus* vergleichen kann, das sind Grenacher und Patten. Wenn ersterer auch nicht zu so bestimmten Resultaten kommt wie der letztere, so geben seine Beobachtungen doch immerhin schon reichlich Gelegenheit die Verhältnisse von *Dytiscus* mit denen von ihm für *Acilius* beschriebenen zu vergleichen. Und zwar gibt er folgende Schilderung: »Betrachtet man den Kopf einer Aciliuslarve von oben, so sieht man am medialen Rande des schwarzen Flecks, innerhalb dessen die Augen stehen, ungefähr neben der Linse des hinteren Hauptauges, ein unter der Cuticula gelegenes rundliches, etwas lappig ausgebuchtetes Organ, dessen äußerer Rand teilweise von dem sich darüber wölbenden schwarzen Fleck bedeckt wird.

Es macht den Eindruck einer ziemlich massigen Scheibe, die Randpartie ist (an lebenden Tieren) völlig durchsichtig, und läßt nur schwer Zellgrenzen und Kerne erkennen. Die obere der Cuticula anliegende Fläche ist größtenteils von Stäbchen bedeckt«. Weiter kommt er zu dem Resultat, daß bei älteren Larven die Anzahl der Stäbchen weit größer sei als bei jungen, und daß an ihrer Basis geringe Mengen von Pigment eingelagert seien. Ferner stellt er auf Grund von Schnitten die ectodermale Herkunft des Organs fest. An der Cuticula findet er keinerlei Veränderungen. Im übrigen ist auch er sich über die Bedeutung dieses sonderbaren Organs nicht klar, wie seine Schlußfolgerung zeigt: »Mir ist die Natur des fraglichen Organs, dem man die Bedeutung eines Sinnesorgans kaum wird vorenthalten können, völlig unklar geblieben. Vielleicht ist es nur die erste Anlage eines Organs, das erst in der weiteren Entwicklung zur Ausbildung kommt. Wie dem auch sei, ich bin nicht in der Lage dem vorstehend Gesagten etwas Weiteres hinzufügen zu können, und muß mich begnügen darauf hingewiesen zu haben.«

Patten hat sich noch etwas eingehender mit dem Augenfleck beschäftigt und zwar beziehen sich seine Untersuchungen ebenfalls auf *Acilius*. Er bezeichnet das Organ als Dorsal Appendage und gibt über seine Lage folgendes an: »Besides the vertical and horizontal retinas of eye I. there is a third part that up to this time we left out of consideration. It is what in a former paper I have called the dorsal outgrowth of the large posterior ocellus.« Er bezeichnet also das Organ direkt als Anhängsel oder Auswuchs eines bestimmten Auges. In bezug auf seine Entwicklung kommt er zu dem Schluß, daß das Organ den gleichen Entwicklungsgang durchmacht wie ein Auge und er bezeichnet es daher auch kurz als »eye«. Was die inneren Elemente anlangt, so kommt er zu folgendem mir etwas problematisch erscheinenden Schluß: »Surface views indicate that the peculiar structures found in all the other eyes, such as the median rows of cells and the large nucleus, are probably present in the dorsal appendage, although imperfectly developed. My failure to detect them in sections may be due to the difficulties of observation«. Wenn das Organ auch seiner Entwicklung nach vollständig mit einem Larvenauge übereinstimmt, und wenn in ihm zweifellos recipierende Elemente festgestellt sind, so scheint mir damit noch lange nicht die Notwendigkeit vorzuliegen, daß das Organ zweierlei von recipierenden Elementen aufweist. Vielmehr will es mir erscheinen, als ob die ganze primitive Natur der Anlage eine so hohe Differenzierung in zwei Arten von Stäbchen und Sehzellen gar nicht zuließe.

Über das Vorhandensein von Pigment hat er zwei sich widersprechende Beobachtungen gemacht. Während die Larven, die in der Nähe von Boston gefangen wurden nach seinem Befund im Augenfleck große Mengen von Pigment aufwiesen, hat er bei denjenigen, die aus Milwaukee stammen, keine Spur davon entdecken können. Ich bin auch an dieser Stelle geneigt GRENACHER zuzustimmen, denn für *Dytiscus* ist zum mindesten das Vorkommen von Pigment im Augenfleck bzw. den begrenzenden Elementen einerseits nicht zu leugnen, und anderseits dürfte wohl eine so fundamentale Verschiedenheit bei einer Spezies vollständig ausgeschlossen sein. PATTEN dürfte also bei dem *Acilius* von Milwaukee die tatsächlich vorhandenen geringen Pigmentmengen übersehen haben, während er vielleicht in dem Bostoner Material ausnahmslos recht weit entwickelte Larven hatte, die der Verpuppung nahe standen.

Sieht man also von einigen kleinen Differenzen ab, so ergibt sich auch aus den PATTENschen Befunden, daß der Augenfleck ein Gesichtsorgan darstellt. Jedoch der Frage nach der Bedeutung kommt man auch durch diese Resultate nicht näher, und es dürfte eine dankbare Aufgabe sein, einmal auf phylogenetischem Wege die Bedeutung dieses sonderbaren Organes zu ergründen.

Das Verhalten der Stemmata während der Metamorphose.

An dieser Stelle möchte ich einige Befunde mitteilen, die sich bei Beobachtung der lebenden Larven und Puppen — im Stadium der Metamorphose — ergeben. Es erscheint mir um so wichtiger, als in der Literatur über diese zu beschreibenden Vorgänge nur äußerst spärliche und ungenaue Angaben vorhanden sind.

In den Fig. 9—15 ist der seitliche Abschnitt eines Larvenkopfes, der die Augenanlage trägt, auf verschiedenen Entwicklungsstadien dargestellt. Diese Seitenansichten erleichtern die Wiedergabe der Vorgänge, da man hier alle Stemmata der einen Seite zu gleicher Zeit sieht, außerdem dürfte die Lage der Antenne und des Augenflecks in bezug auf Fig. 1 ohne weiteres eine Orientierung gestatten.

Die Fig. 9 zeigt die Augenpartie einer ältern aber noch nicht vollständig erwachsenen Larve. Die Pigmentmassen der Stemmata lassen diese durch die Cuticula und die Linse (*l*) hindurch deutlich erkennen und es zeigt sich auch die ellipsenförmige Anordnung. Der Augenfleck ist als kreisrunde etwas erhöhte Scheibe deutlich wahrnehmbar. Proximal wird die Augenanlage begrenzt durch eine als geschwungene Linie erscheinende Reihe von Härchen. (*hr*).

Die folgende Figur (Fig. 10) zeigt nun ein Stadium, das sein

Larvenleben im Wasser abgeschlossen hat und im Begriff ist, an Land zu gehen, wo es sich unter einem Stein oder in einer kleinen Erdhöhle einen geeigneten Ort für die ruhige Zeit der Metamorphose sucht. Auch auf diesem Stadium sind Augenfleck und Einzelaugen deutlich zu sehen, wie bei der etwas jüngeren Larve, aber es tritt noch eine neue Erscheinung hinzu. Als unmittelbare Begrenzung der Augenanlage einschließlich des Augenflecks tritt in der Larvenhypodermis eine zunächst sehr dünne Linie auf, die sich sowohl distal als dorsal und ventral erstreckt, und die sehr bald erkennen läßt, daß sie ihren Ursprung kleinen Pigmentpartikelchen (Fig. 10 *pg*) verdankt, welche in den erwähnten Hypodermiselementen auftreten. Über die Art und Entstehung dieses Pigments müssen an andrer Stelle noch einige Betrachtungen angestellt werden.

Nur proximal von den Einzelaugen ist von dieser Pigmentbildung nichts zu bemerken und die Hypodermis zeigt sich durch die Cuticula hindurch unverändert wie vorher. Wir haben es also hier mit einer Linie von annähernder Hufeisenform zu tun. Die Schenkel des Hufeisens reichen fast an die Härchenreihe heran.

Während die eben beschriebenen Verhältnisse für ein Entwicklungsstadium gelten, das noch als Larve Ortsbewegungen vornimmt und sich in die Erde eingräbt, kommt in der Fig. 11 ein Stadium zur Darstellung, das bereits vollständig in die Metamorphose eingetreten ist. Äußerlich ist allerdings noch wenig davon zu bemerken, denn die Larve behält noch ungefähr 10 Tage nach dem Verlassen des Wassers ihre alte Form bei. Und es vollzieht sich also hier ein beträchtlicher Teil der Verwandlung während das Tier noch in der Larvencuticula steckt.

Der Zusammenhang jedoch, der zwischen der Cuticula und ihrer Matrix, der Hypodermis, noch auf dem Stadium der Fig. 10 bestand hört jetzt auf. Die Zellen der Hypodermis treten von der Cuticula zurück und beginnen allmählich unabhängig von der alten eine neue Absonderung einer Cuticula, nämlich die der späteren Puppe.

Mit dieser sehr langsam fortschreitenden Cuticularbildung geht noch ein anderer Vorgang Hand in Hand, die Kontraktion der Larvenelemente. Während bis jetzt die Organe der Larve ihre Larvenhaut vollständig erfüllten, werden sie nun allmählich auf einen viel kleineren Raum zusammengezogen und der bei dieser Kontraktion entstehende Hohlraum im Larvenkopfe wird von der Exuvialflüssigkeit angefüllt.

Die Zusammenziehung dürfte damit zu erklären sein, daß das Volumen des Puppenkopfes geringer ist als das des Larvenkopfes, wie überhaupt das Volumen der Puppe hinter dem der Larve zurücksteht.

Doch kehren wir zu dem Stadium der Fig. 11 zurück! Die anfangs so spärliche dunkle Linie hat sich zu einem ansehnlichen Streifen verbreitert und es läßt sich auf diesem Stadium schon die Vermutung aussprechen, daß es sich um eine erste Anlage eines imaginalen Organs handelt. Dieses Organ kann nur das Käferauge sein. Daher ist von diesem Stadium ab der Pigmentstreif als Komplexaugenpigment (Fig. 11 *pgcoa*) bezeichnet.

Auch die Kontraktion der larvalen Organe macht sich auf diesem Stadium schon bemerkbar. Bei dem in Fig. 10 dargestellten Stadium schließt die Linie den Augenfleck noch mit in das Hufeisen ein, ihn an seinem rostralen Rand ungefähr tangierend. Auf diesem Stadium jedoch läuft, infolge der eintretenden Kontraktion, die äußere Grenze des Streifens unter dem Augenfleck hindurch und es ist deutlich zu erkennen, daß die Zellelemente des Augenflecks (Fig. 11 *af*) nicht mehr ihre ursprüngliche Lage innehaben. Sie sind vielmehr schon um ein Geringes in proximaler Richtung fortgewandert und verdecken auf eine kleine Strecke den Pigmentstreifen, der durch sie gezwungen ist, an dieser Stelle ein wenig in die Tiefe zu gehen.

Von dieser Spalte, die der Augenfleck wie eine Zunge überdeckt, ist schon bei Beschreibung des letzteren die Rede gewesen. Bei seiner Wanderung ist aber der Pigmentstreif den Einzelaugen immer näher gekommen und er wird auch zum Teil von diesen gezwungen etwas in die Tiefe zu gehen. Bald jedoch ändert sich das Bild. Auch die Einzelaugen sind der allgemeinen Wanderung unterworfen und es findet nun eine Losreißung der Zellelemente (*ste*) von der Linse (*lste*) statt.

Wie die Fig. 12 zeigt, werden zunächst die mehr rostral gelegenen Stemmata von ihren Linsen getrennt, um in der bekannten Richtung die Wanderung aufzunehmen. Der Pigmentstreif (Fig. 12 *pgcoa*) nimmt immer mehr an Umfang zu, die ursprüngliche Hufeisenform wird allmählich aufgegeben und das Gebilde geht zu einer Sichel-, schließlich aber zu einer typischen Nierenform über. Auf dem in Fig. 13 dargestellten Entwicklungsstadium haben auch die drei übrigen Stemmata ihre Linsen verlassen. Alle sechs liegen jetzt ungefähr in der kleinen Bucht, die der Pigmentstreif bildet und sie wandern nun vor diesem her in der Richtung auf das proximale Ende des Kopfes. Bald ist die Region der ehemaligen Augenanlage verlassen, die Linsen (Fig. 14 *lste*) stehen noch als helle Flecken in der Cuticula und lassen erkennen, daß eine Exuvialflüssigkeit den Platz der Augen und der übrigen Organe eingenommen hat.

Die letzte der Seitenansichten des Larvenkopfes zeigt uns nun ein

Stadium, das an der Grenze der centripetalen Wanderung angekommen ist. In kürzester Frist wird die Puppe die Larvenhaut sprengen, um in der Form, die auch für die spätern Imago die maßgebende sein wird,

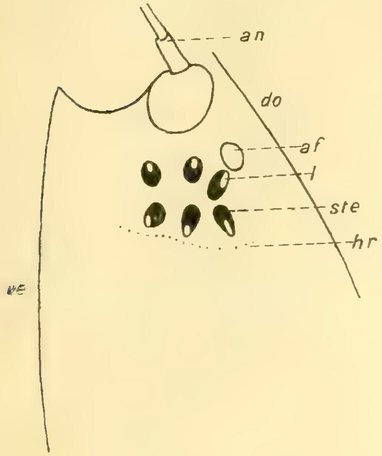


Fig. 9.

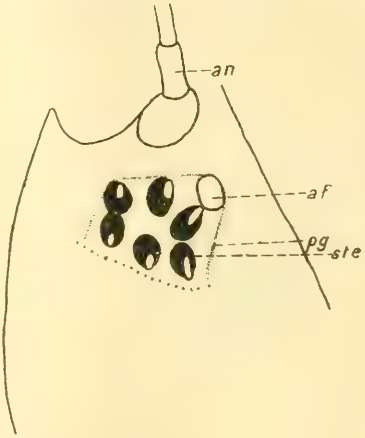


Fig. 10.

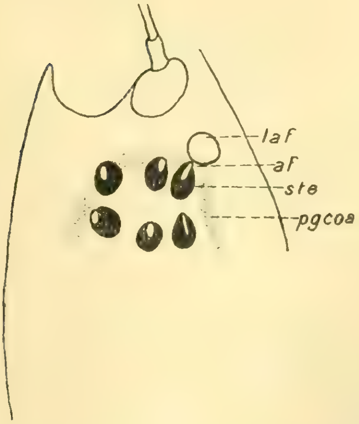


Fig. 11.

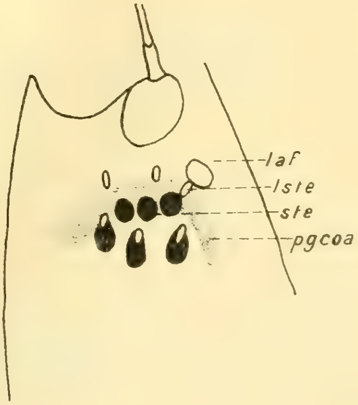


Fig. 12.

Buchstabenerklärung nebenstehend S. 86.

den letzten Teil der Metamorphose durchzumachen. Wir sehen also auf diesem Stadium (Fig. 15), welche Größe die Anlage des Käferauges (*pgcoa*) bereits erreicht hat, wenn die letzte Larvenhaut abgestreift wird.

Die Stemmata haben ihre Lage nicht verändert, sie erscheinen aber im Vergleich zu ihrem frühern Umfang jetzt sehr klein. Das hat seinen Grund vor allem darin, daß sie keine Funktion mehr haben und infolgedessen von dem Organismus nicht oder nur sehr mangelhaft ernährt werden, was eine Schrumpfung ihrer Zellelemente hervorrufen dürfte. Anderseits liegen sie aber auch auf diesem fortgeschrittenen

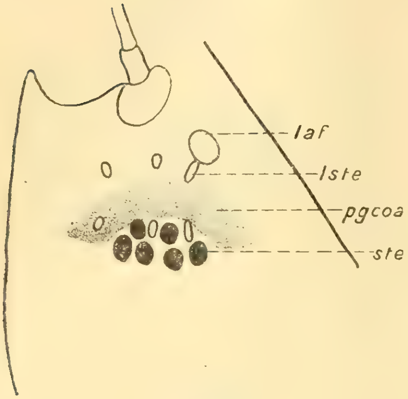


Fig. 13.

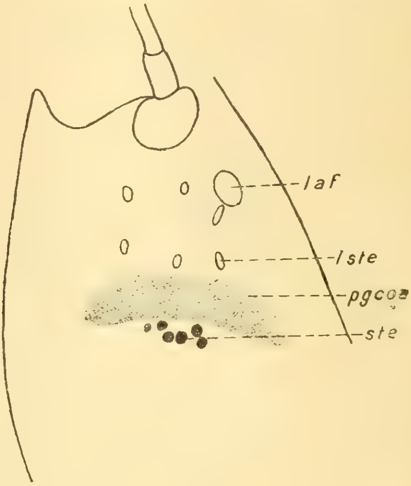


Fig. 14

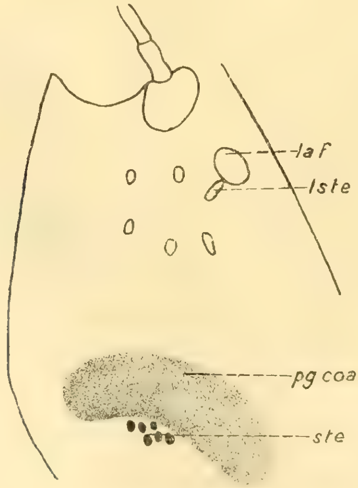


Fig. 15.

Fig. 9—15. Seitlicher Abschnitt eines Larvenkopfes auf sieben verschiedenen Entwicklungsstadien. *af*, Augenfleck; *an*, Antenne; *do*, dorsal; *hr*, Härchenreihe; *laf*, Linse des Augenflecks; *lste*, Linse der Stemmata; *pg*, Pigment; *pgcoa*, Komplexaugenpigment; *ste*, Stemmata; *ve*, ventral.

Stadium, soweit von der Cuticula entfernt, daß ihre Umrisse nur noch undeutlich hervortreten.

Die Fig. 16 zeigt den ganzen Kopf einer Larve, die kurz vor der letzten Häutung steht. Wir sehen hier noch deutlicher, welchen Weg sowohl die Stemmata als auch die Anlage des Käferauges in dieser kurzen Zeit der Entwicklung zurückgelegt haben. Der Larvenkopf wird auf diesem Stadium nur noch zu zwei Drittel von Organen bzw. entstehenden Organen erfüllt, während das übrige rostrale Drittel mit der erwähnten Flüssigkeit angefüllt ist. Hieraus folgt auch, daß der Kopf einer jungen Puppe nur zwei Drittel der Größe eines Larven-

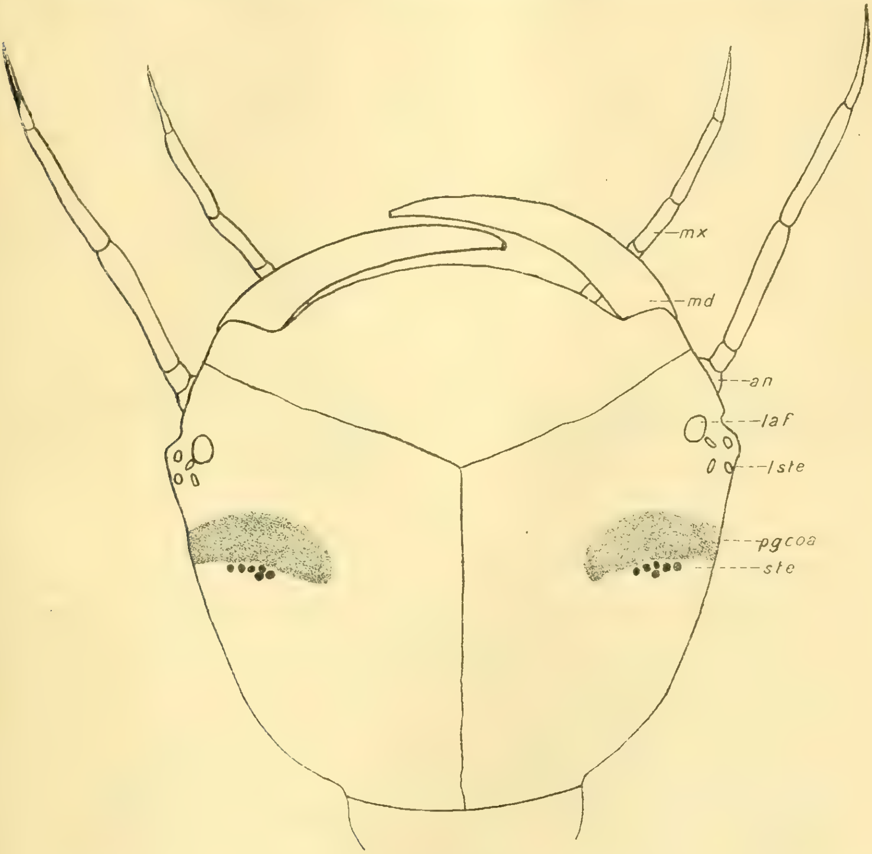


Fig. 16.

Larvenkopf kurz vor dem Ausschlüpfen der Puppe — von oben. *an*, Antenne; *laf*, Linse des Augenflecks; *lste*, Linse der Stemmata; *md*, Mandibel; *mx*, Maxille; *pgcoa*, Komplexaugenpigment; *ste*, Stemmata.

kopfes besitzt, denn das Stadium der Fig. 16 steht unmittelbar vor dem Abstreifen der Larvenhaut.

Ist dieser Prozeß nun überwunden, so bietet sich eigentlich für die betrachteten Organe und Anlagen kein andres Bild. Nur die Form des Puppenkopfes, die anfänglich noch wenig ausgeprägt erscheint, ist eine ganz andre als die des Larvenkopfes. Jedoch durch seine viel dünnere und hellere Cuticula hindurch lassen sich die bis jetzt gebildeten Augenanlagen deutlicher erkennen als bisher. Das entstehende Käferauge stellt sich dar als nierenförmiger stark pigmentierter Fleck und die Stemmata, die wohl jetzt als rudimentäre Organe bezeichnet werden müssen, liegen noch in dem offenen Bogen des Fleckes.

Die Fig. 17 stellt diese Verhältnisse für einen Puppenkopf dar, der eben der Larvenhaut entschlüpft ist. Die Stemmata (Fig. 17 *ste*) erscheinen hier wieder etwas größer als auf den vorhergehenden Entwicklungsstadien, das wird aber dadurch gerechtfertigt, daß sie jetzt dicht unter der neuen Cuticula liegen, diese sogar zu kleinen Ausbuchtungen zwingend, während sie bei den Larvenstadien in größerer Entfernung von der Cuticula lagen.

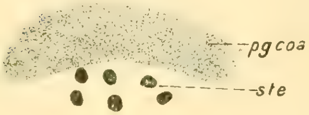


Fig. 17.

Komplexaugenanlage bei einer jungen Puppe. *pgcoa*, Komplexaugenpigment; *ste*, Stemmata.

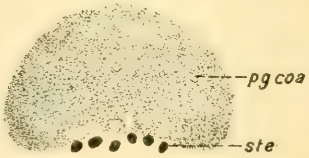


Fig. 18.

Dasselbe bei einem älteren Stadium.

Für die Weiterentwicklung der Puppe ist nun das Wachstum der Komplexaugenanlage besonders bemerkenswert. Die Fig. 18 zeigt den Pigmentfleck (Fig. 18 *pgcoa*) von einer Puppe mittleren Alters. Das entstehende Auge hat jetzt schon fast Halbkreisform angenommen, jedoch die Stemmata liegen immer noch dicht unter der Cuticula. Die in dem Imagoauge entstehenden sechs hellen Flecken sind Schlaglichter auf denjenigen Stellen der Cuticula, die durch die Einzelaugen etwas über ihre Umgebung hervorgedrückt wurden. Der Pigmentstreif selbst erleidet keinerlei Unterbrechung.

Im Verlauf der Weiterentwicklung nun wächst sich die Komplexaugenanlage zu einem fast kreisförmigen Gebilde aus, das weitaus den größten Teil der Oberfläche des Puppenkopfes auf jeder Seite einnimmt. Die Fig. 19 stellt den Kopf einer Puppe, die die fertige Imago in sich trägt, dar. Durch die Puppenhaut lassen sich Antenne, Maxille (Fig. 19 *an*, *mx*) und andre Organe bereits deutlich erkennen, und das Käferauge (Fig. 19 *coa*) hat vollständig seine Form und Größe erlangt. Auf diesem Stadium ist äußerlich von den Stemmata nichts mehr zu sehen, nur die hervorgepreßten Stellen der Puppencuticula zeigen ihre ehemalige Lage an. Sie sind hier bereits, — dazu gedrängt von dem wachsenden Käferauge — in die centralen Partien des Kopfes gerückt, wo sie als rudimentäre Larvenaugen während des ganzen Lebens des Käfers ihren Platz haben.

Die Fig. 20 stellt ein Totalpräparat eines Kopfes von einem alten Männchen von *Dytiscus marginalis* dar. Der Kopf ist vom Thorax getrennt und von hinten her ist das Gehirn (*gh*) sowie Ganglion opticum (*go*) und Auge (*coa*) von dem umgebenden Fettkörper und Bindegewebe befreit. Die Stemmata, die ja schon bei der älteren Puppe ihre periphere Lage verlassen hatten, sind nun in die Nähe der centralen Organe gerückt und finden sich jetzt als kleine, durch ihren Pigmentreichtum auffallende Gebilde (Fig. 20 *ste*), an den Nervensträngen, die vom Ganglion opticum zum Komplexauge hinführen. Wenn die Figur auf der rechten Seite nur zwei und links nur drei rudimentäre Einzelaugen aufweist, so ist das darin begründet, daß die übrigen an Nervensträngen sitzen, die mehr in der Tiefe des Auges liegen und bei dieser Präparation nicht freigelegt werden konnten. Die Lage der Stemmata ist nun keineswegs bei jedem Individuum die gleiche. In

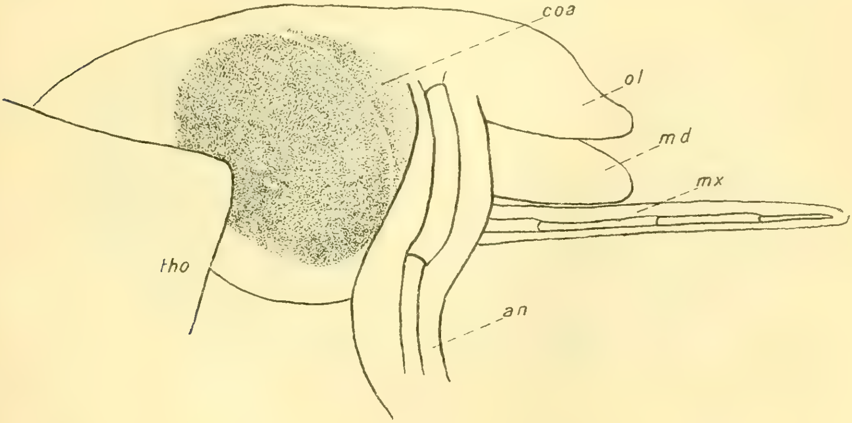


Fig. 19.

Kopf einer Puppe kurz vor dem Ausschlüpfen der Imago von der Seite gesehen. *an*, Antenne; *coa*, Komplexauge; *md*, Mandibel; *mx*, Maxille; *ol*, Oberlippe; *tho*, Thorax.

einzelnen Fällen sind sie alle sechs auf einen sehr kleinen Raum zusammengedrängt, in anderen wieder verteilen sie sich über das ganze Gebiet der Augennerven. In einem einzelnen Falle wurde ein rudimentäres Stemma beobachtet, das an einem kurzen Nervenstielchen mitten auf dem Ganglion opticum saß.

Bereits Leydig hat bei fertig entwickelten Insekten das Vorhandensein von kleinen Pigmentanhäufungen festgestellt, die mit den aktiven Organen der Imago nicht in Verbindung stehen, und er schließt unter anderem auch darauf, daß es sich vielleicht um rudimentäre Organe der Larve handeln könne. Von seinen Beobachtungen gibt er folgende

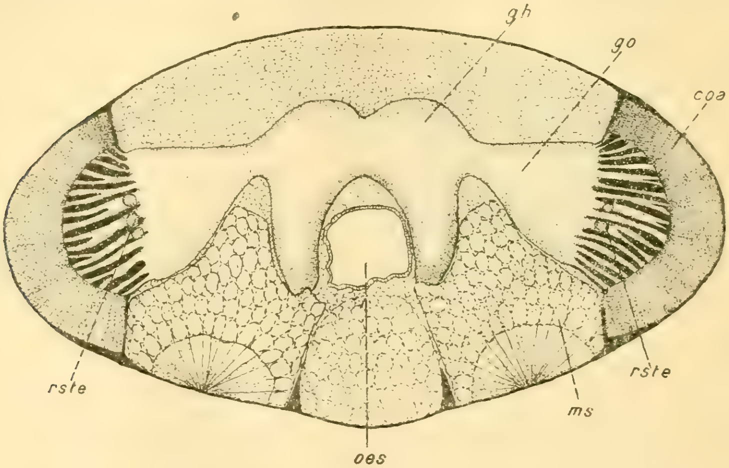


Fig. 20.

Kopf eines erwachsenen Käfers vom Thorax her präpariert. *coa*, Komplexauge; *gh*, Oberschlundganglion; *go*, Ganglion opticum; *ms*, Muskulatur; *oes*, Oesophagus. *rste*, rudimentäre Stemmata.

Beschreibung: »Bemerkenswert ist noch, daß am Ganglion opticum mancher Insekten, mögen auch die aus ihm hervorgegangenen Faserbündel wenig oder gar nicht pigmentiert sein, doch Pigmentanhäufungen auftreten können, die nicht immer das Aussehen ganz gewöhnlicher Pigmentflecken darbieten.« Dann gibt er eine Aufzählung derjenigen Insekten bei denen er diese Pigmentanhäufungen beobachtet hat, und kommt schließlich zu folgendem Resultat: »Es will mir scheinen, als ob es sich um Pigmentreste der Larvenaugen handle. Zur Stütze einer solchen Auffassung läßt sich aber noch ein andrer Grund herbeiziehen, insofern ich nämlich bei verschiedenen ausgebildeten Käfern in nächster Nähe der Hauptaugen, Organe entdeckt habe, welche als rudimentär gewordene Larvenaugen zu bezeichnen man kaum Anstand nehmen wird.« Besonders eingehend hat er diese Organe bei *Dytiscus marg.* studiert. Er fand im Bereiche jedes Komplexauges vier rundliche ziemlich langgestielte Körper, die als eine mit Pigment erfüllte Blase erscheinen. Bei ganz genauer Untersuchung dieser Blase glaubte er jedoch außer dem Pigment noch Elemente zu erkennen, die als »Homologa der Kristallkörper zu betrachten sind«. Als Kristallkörper bezeichnet er das, was wir heute Stäbchen nennen.

Wenn auch Leydig selbst seinen Beobachtungen und daran anschließenden Vermutungen noch skeptisch gegenüber steht, so haben doch die Untersuchungen über die Wanderung der Stemmata während der Metamorphose, zu einer vollständigen Bestätigung seiner Vermutungen geführt.

Johansen hat das Verhalten der Raupenaugen von *Vanessa urticae* im Verlaufe der Metamorphose beobachtet und hat gefunden, daß zwar die Einzelaugen eine bedeutende Reduktion erfahren, daß sie aber, und besonders die Stäbchen, in der Augenanlage des Schmetterlings noch als rudimentäre Organe auftreten.

Ebenso haben Radl und Zavřel die Rudimente von den Augen der Dipterenlarven in den Imagines wiedergefunden.

Dietrich gibt von seinen ebenfalls an Fliegen gemachten Beobachtungen folgende Beschreibung: »Sie — die rudimentären Organe — liegen durchgehends ventral von den Imagoaugen, zum Teil unmittelbar unter der Chitindecke des Körpers, meist aber weiter nach innen. Von ihrem feineren Bau ist wenig zu erkennen, da sie von sehr geringer Ausdehnung sind und völlig von dunklem Pigment umkleidet werden. Doch geht aus einzelnen Schnitten hervor, daß sie aus stäbchenartigen Gebilden zusammengesetzt sind, die nach einem gemeinsamen Mittelpunkte konvergieren.«

Was zunächst die Lage der Organe anbelangt, so ist bereits für *Dytiscus marg.* hervorgehoben worden, daß sie bei den einzelnen Individuen sehr verschieden sein kann, jedoch scheint bei den Dipteren nach Dietrichs Angaben diese Verschiedenheit der Lage noch viel mehr ausgeprägt zu sein.

Kirchhoffer hat bei einem Vertreter der Coleopteren bei *Dermestes vulpinus* die Wanderung der Stemmata in centripetaler Richtung und die Kontraktion des Kopfes, wie sie oben für *Dytiscus marginalis* beschrieben wurde, beobachtet. Auch er kommt zu dem Schluß, daß man im Bereiche der imaginalen Sehorgane die Stemmata der Larven als rudimentäre Organe antrifft.

Im Widerspruch zu allen diesen Beobachtungen stehen die an

Vanessa urticae angestellten von V. Bauer. Nach seinen Untersuchungen werden im Laufe der postembryonalen Entwicklung alle Organe der Larve aufgelöst, und so auch die Stemmata, die nach seiner Meinung den Phagocyten vollständig zum Opfer fallen. Es ist möglich, daß bei seinem Objekte die Rudimente so geringfügig waren, daß sie dem Beobachter entgingen, anderseits können sie aber auch von dem Pigment des Komplexauges verdeckt worden sein, so daß sie außerhalb des von Bauer auf die nervösen Elemente beschränkten Beobachtungskreises gerückt waren.

Über die Veränderungen der inneren Struktur der Stemmata während der Metamorphose finden sich in der Literatur keine bemerkenswerten Aufzeichnungen. Und es zeigt sich auch bei der Verfolgung dieser Vorgänge auf Schnitten, daß sie keineswegs fundamentaler Natur sind.

Die Fig. 25 zeigt einen Schnitt durch die Augenanlage einer Larve, die kurz vor der Verpuppung steht. Neben den später zu beschreibenden imaginalen Augenanlagen sehen wir drei Stemmata (*ste*) in Längsschnitten getroffen. Es wurde bereits erwähnt, daß bei der Losreißung der larvalen Elemente von der Cuticula die Linse im Verbande der letzteren verbleibt, wie wir aber sehen, haben die Stemmata bei diesem Vorgang auch den Glaskörper verloren und an seine Stelle sind freie Räume getreten, wie die Figur zeigt. Die Stemmata bestehen also jetzt nur noch aus der Retina mit den Stäbchen (*st*) und den nervösen Elementen.

Die Einzelaugennerven stehen auch jetzt noch mit dem Ganglion in Verbindung, jedoch zeigen sie eine auffällige bisher nicht beobachtete Modifikation. Während sie auf dem Larvenstadium als gleichmäßige Stränge die Stemmata mit dem Ganglion verbanden, bilden sie auf diesem Stadium Verzweigungen, die sich zu der imaginalen Augenanlage hinziehen, sich dort unterhalb der Basalmembran erweitern und im Verlaufe der Entwicklung zum mindesten zu einem Teil der peripheren Nerven des Komplexauges werden. Bisher ist über diesen eigenartigen aber bei *Dytiscus* sehr deutlichen Entwicklungsvorgang nichts bekannt geworden.

Mit den Stemmata geht im weiteren Verlaufe der Entwicklung keine besondere Veränderung mehr vor sich. Nur weisen sie im Laufe der Zeit mehr und mehr den Charakter rudimentärer Organe auf, der sich hier besonders durch das Verkümmern der Zellen, durch Auftreten von Hohlräumen und durch Schrumpfung der nervösen Teile ausweist.

Die Fig. 35 zeigt, daß wir auch auf dem Stadium des erwachsenen

Käfers die Stemmata noch mit Retinazellen und Stäbchen antreffen, wie wir sie in Fig. 25 sahen. Das mehr central gelegene Stemma (*ste*) ist im Gegensatz zu dem andern entpigmentiert.

Die Entwicklung des Komplexauges.

Nachdem, durch Joh. Müller angeregt, die Erforschung der Arthropodenaugen von so vielen Seiten in Angriff genommen worden war, standen sich in bezug auf die Entwicklung des Imagoauges zwei Theorien gegenüber. Die eine, die ihren Hauptvertreter in Patten sieht, läßt das Komplexauge durch eine Einstülpung der Larven- bzw. Puppenhypodermis entstehen, während die andre, gestützt von Grenacher, in dem Imagoauge eine einfache Modifikation der Hypodermis erblickt.

Es ist nun das Verdienst von Johansen über diese Frage endgültig Klarheit gebracht zu haben und zwar zu gunsten der letzten Theorie. Er kommt zu dem Schluß, daß die das zusammengesetzte Auge bildenden Einzelaugen oder Ommatidien zurückzuführen seien auf eine allmähliche Modifikation der Larvenhypodermis, die sich während der Metamorphose vollzieht.

Ein solches Ommatidium setzt sich nun aus folgenden morphologisch sowie physiologisch voneinander zu unterscheidenden Elementen zusammen.

1. Die Corneafacette.
   Sie bildet das periphere Ende des Ommatidiums und würde der Linse im Stemma gleichzusetzen sein.
2. Der Kristallkegel, der physiologisch mit dem Glaskörper auf eine Stufe zu setzen sein würde,
3. Die Retinula.
   Eine Gruppe von Zellen, die mit dem von ihnen gebildeten Rhabdom die Retina des Einzelauges ersetzt und die lichtempfindlichen Elemente im Komplexauge darstellt.
4. Der Nerv.
   Der mit seinen feinsten Endigungen bis an das Rhabdom heranreicht und die Verbindung mit dem Centralorgan herstellt.
5. Das Pigment.
   Das mehr oder weniger über den ganzen Umfang eines Ommatidiums verteilt ist.

Wie schon die Beobachtung des lebenden Objektes zeigte, setzt die Entwicklung des Imagoauges von *Dytiscus marginalis* bereits mit den ersten Zeichen der eintretenden Metamorphose ein. Es soll nun an einer Reihe von Schnitten, die durch die verschiedensten Stadien der sprunghaften postembryonalen Entwicklung, wie V. Bauer die Metamorphose genannt sehen möchte, gelegt sind, die Entstehung der Ommatidien aus den Elementen der Hypodermis abgeleitet werden.

Noch bevor die Larve das Wasser verläßt, ist auf einem schmalen Streifen der Hypodermis, der sich schon bei jüngeren Larven durch die Länge der Zellen auszeichnet und der die Anlage der Larvenaugen dorsal, ventral und rostral hufeisenförmig begrenzt, eine lebhafte Vermehrung der Zellelemente zu beobachten. Dieser Vermehrung geht aber eine merkwürdige Reduktion der basalen Zellenden voraus. Wie die Fig. 21 zeigt, entstehen zwischen den basalen Enden der Hypodermiszellen deutliche freie Räume, die erst bei der eintretenden Vermehrung der Zellen wieder ausgefüllt werden. Im Zusammenhang mit dieser Vermehrung verringert sich die Größe der Zellen und die vorher im peripheren Drittel der Zellen gelegenen Kerne, finden sich jetzt über die ganze Hypodermisschicht verbreitet. Die Zellen erscheinen auf diesem Stadium weniger regelmäßig gelagert und deutliche Zellgrenzen lassen sich nicht mehr feststellen (Fig. 21).

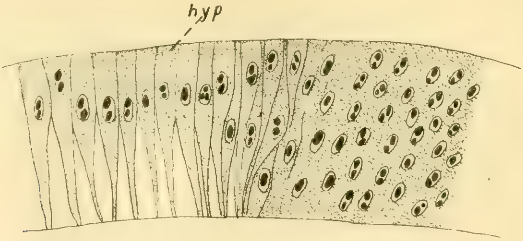


Fig. 21.
Schnitt durch den Imaginalstreifen des Komplexauges. *hyp*, Hypodermis.

Johansen hat bereits diese Reduktion der Zellen bei *Vanessa urticae* beobachtet und die darauffolgende Vermehrung der hypodermalen Elemente ist für ihn der erste Schritt zur Entwicklung des Komplexauges.

Während bei *Dytiscus marg.* die ersten Anfänge einer imaginalen Augenanlage auf den oben beschriebenen hufeisenförmigen Streifen zurückzuführen sind, fand Kirchhoffer bei *Dermestes vulpinus* zwischen den Stemmata den Ausgangspunkt für diese Anlage. Er gibt davon folgende Beschreibung: »Zwischen diesen Ocellen befindet sich die Imaginalscheibe oder Augenanlage des Komplexauges, so daß drei Ocellen dorsal, zwei ventral und eine rostral von ihr liegen. Sie unterscheidet sich von der Hypodermis, in deren Verband sie sich befindet, durch ihre etwas längeren Zellen. Man müßte bei *Dytiscus* wohl von einem Imaginalstreifen sprechen, wenn man die hufeisenförmige Anlage mit der scheibenförmigen bei *Dermestes* vergleicht.

Allmählich tritt mit der Vermehrung der Zellen auch eine Verbreiterung des Streifens ein. Auf sehr dünnen Schnitten (von 2 μ) erweist sich jedoch trotz der starken Anhäufung von Kernen die Anlage noch immer als einschichtig. Während aber bis jetzt das Protoplasma der Zellen eine vollkommen gleichmäßige Färbbarkeit aufweist, tritt nun eine deutliche Modifikation ein. Die Fig. 22 stellt einen Schnitt durch die Larvenhypodermis dar, welche die larvale Augenanlage rostral begrenzt. Betrachten wir diesen Schnitt, von Fig. 22 (*hyp*) ausgehend, nach seinen Zellelementen, so haben wir es zunächst zweifellos mit vollständig unveränderten Hypodermiszellen zu tun (Fig. 22 *hyp*). An diese Zellen schließen sich nun die bereits erwähnten in ihren basalen Teilen etwas reduzierten Zellen an, in denen wir die erste Modifikation für die zu bildende imaginale Augenanlage erblickten. Auf diese Zellen folgt die Zone der starken Zellvermehrungen, wie die zahlreichen über die ganze Dicke der Hypodermis verbreiteten Kerne zeigen. Auf dem in Fig. 22 dargestellten Entwicklungsstadium zeigt sich nun, daß auf diese Zellvermehrung bald weitere Entwicklungsvorgänge folgen. Aus der großen Zellanhäufung lösen sich nämlich in bestimmten Abständen Gruppen von Zellen los (Fig. 22 *rt*) und zwar insofern, als diese Zellgruppen eine hellere Farbe und deutliche Zellgrenze aufweisen. Noch ehe diese Zellgruppen, in denen wir die ersten Anlagen der Retinulae zu erblicken haben, deutlich wahrnehmbar sind, lösen sie sich mit ihren distalen

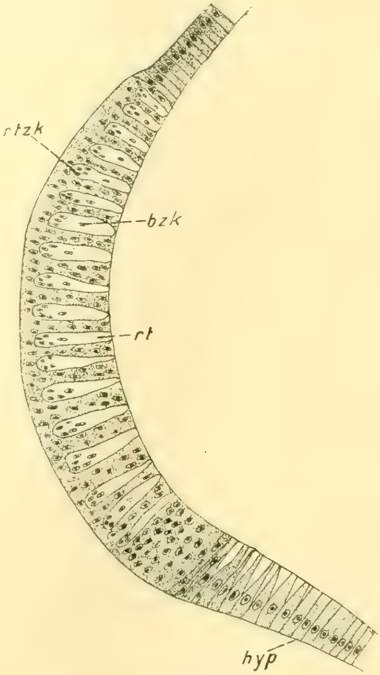


Fig. 22.

Schnitt durch die erste Anlage der Retinulae. *bzk*, Basalzellkern; *hyp*, Hypodermis; *rt*, Retinula; *rtzk*, Retinulazellkern.

Enden von der äußeren Wand der Hypodermis los und durchziehen so die Augenanlage nicht mehr mit ihrer ganzen Länge.

Auf Querschnitten erweisen sich diese Zellgruppen als aus acht Zellen bestehend, von denen sieben peripher und eine central liegen, wie die Fig. 23 zeigt. Diese Figur stellt einen Schnitt dar, der durch die distalen Zellenden der entstehenden Retinula geführt ist, und es sind auf diesem Schnitt auch die Kerne zweier peripherer Zellen getroffen (Fig. 23 *rtzk*). Die Fig. 24 gibt einen Schnitt wieder, der ungefähr durch die Mitte einer Zellgruppe geführt ist. Auf diesem Schnitt ist der Kern der centralen Zelle getroffen und im Vergleich mit Fig. 22 (*bzk*) sehen wir, daß ein Kern in jeder Zellgruppe dem basalen Ende der Zelle weit näher liegt als die übrigen Kerne (Fig. 22 *rtzk*), die auf die distalen Teile der Zellen beschränkt sind.

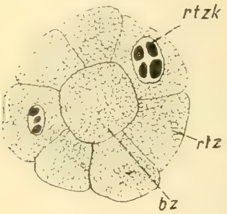


Fig. 23.

Querschnitt durch die distalen Teile einer entstehenden Retinula *bz*, Basalzelle; *rtz*, Retinulazelle; *rtzk*, Retinulazellkern.

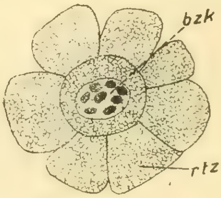


Fig. 24.

Querschnitt durch die Mitte einer entstehenden Retinula. *bzk*, Basalzellkern; *rtz*, Retinulazelle.

Daß die erste Anlage der Retinulae auf der ganzen Ausdehnung des Imaginalstreifens zu gleicher Zeit geschieht, beweist der in Fig. 25 wiedergegebene Schnitt, der dasselbe Stadium darstellt, wie Fig. 22, jedoch ist hier gleichzeitig die noch vorhandene larvale Augenanlage getroffen (Fig. 25 *ste*). Die dorsal und ventral von den Stemmata liegenden imaginalen Augenanlagen (Fig. 25 *rt*) entsprechen den Schenkeln des hufeisenförmigen Imaginalstreifens (Fig. 10 u. folgende).

Grenacher hat sich über die Anzahl der Zellen, die bei *Dytiscus marginalis* zu einer Retinula zusammentreten, keine ganz bestimmte Antwort geben können. Während er in den distalen Partieen sieben Zellen zu sehen glaubte, konnte er proximal nur vier feststellen und kam deshalb zu dem Schluß, daß teilweise Rückbildungen stattfinden müßten.

Auch Johansen hielt die Retinulae von *Vanessa urticae* für siebenteilig und zwar waren nach seiner Ansicht zunächst sechs Zellen um die centrale siebente angeordnet, die sich im Verlaufe der Entwicklung aus dieser Lage entfernte und gemeinsam mit den übrigen Zellen eine an ihre Stelle getretene »helle Achse« radiär begrenzt.

Hesse wies zuerst die Achtteiligkeit der Retinulae nach und Kirchhoffer hat bei der Entwicklung des Komplexauges von *Dermestes vulpinus* festgestellt, daß sieben Zellen um eine central gelegene achte radiär angeordnet sind. In bezug auf die centrale Zelle kommt Kirchhoffer zu etwas anderen Resultaten als sie oben für *Dytiscus* dargestellt wurden. Während bei dem letzteren ein zwar schon sehr früh einsetzendes aber trotzdem deutliches Wandern des centralen Kernes nach dem proximalen Ende der Retinula wahrzunehmen ist, liegt bei *Dermestes* dieser Kern schon bei der eintretenden Gruppierung der Retinulazellen nicht weit von dem basalen Zellende. und verharrt während der ganzen Entwicklung in dieser Lage.

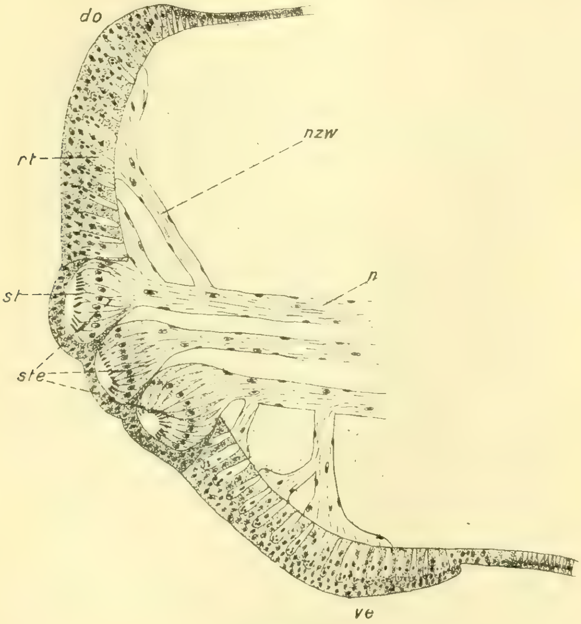


Fig. 25.

Schnitt durch die Anlage des Komplexauges und die Stemmata. *do*, dorsal; *n*, Nerv; *nzw*, Nervenverzweigung; *rt*, Retinula; *st*, Stäbchen; *ste*, Stemmata; *ve*, ventral.

·Wie schon oben erwähnt wurde, verkürzen sich bei ihrer Gruppierung die Retinulazellen und nehmen so nicht mehr die ganze Dicke der Hypodermis ein. Aus der einschichtigen Puppenhypodermis ist also auf diese

Art bereits eine mehrschichtige Anlage hervorgegangen, jedoch die weiteren Entwicklungsvorgänge zeigen noch deutlicher, daß das Komplexauge als eine secundär mehrschichtige Anlage auzusehen ist.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung treten nämlich noch andre Zellelemente auf, die beweisen, daß die Anlage als mehrschichtige anzusehen ist. Es sind dies zunächst die sogenannten SEMPERschen Zellen oder Kristallkegelzellen. Diesen von SEMPER eingehend studierten Elementen liegt die Bildung der Puppen- und Käfercuticula, ferner aber auch die Ausscheidung des Kristallkegels ob.

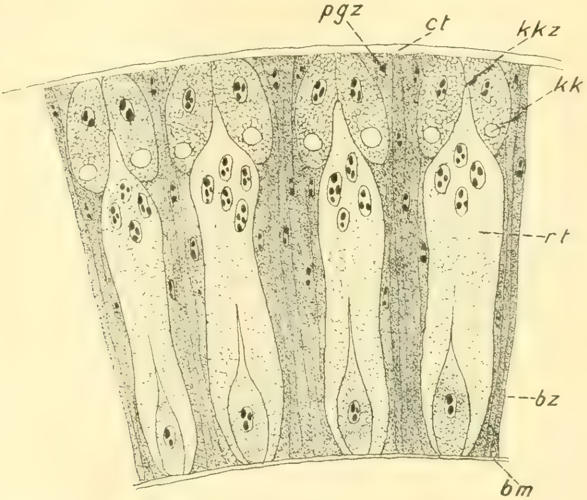


Fig. 26.

Schnitt durch einen Teil der Komplexaugenanlage bei einer jungen Puppe. *bm*, Basalmembran; *bz*, Basalzelle; *ct*, Cuticula; *kk*, Kristallkegelsecret; *kkz*, Kristallkegelzellen; *pgz*, Pigmentzellen; *rt*, Retinula.

Bald nach der ersten Anlage der Retinulae zeigen sich direkt unter der noch schwach entwickelten Puppencuticula (Fig. 26 *ct*) Zellen, die basal stark verkürzt sind und so fast eiförmig erscheinen (Fig. 26 *kkz*). Während die distalen Enden dieser Zellen der Cuticula anliegen, umschließen die basalen Teile trichterförmig die distalen Enden der Retinulae. Zu jeder Retinula gehören vier SEMPERsche Zellen, ihre Kerne liegen alle ungefähr in gleichem Abstand nicht weit von der Cuticula. Die Entstehung der Kristallkegelzellen aus den Elementen der Hypodermis ist nicht zu beobachten, da die Modifikation des Protoplasmas erst dann eintritt, wenn die Zellen ihre eiförmige Gestalt angenommen haben. Ebenso verhält es sich mit den Zellgrenzen, auch diese werden erst von dem Zeitpunkt an deutlich sichtbar.

Bald nach ihrem Auftreten zeigen nun die Semperschen Zellen eine Erscheinung, die sie noch deutlicher von allen übrigen Zellelementen unterscheidet. Nicht weit von den basalen Zellenden treten im Innern der Zellen kleine bläschenartige Gebilde auf, die sich bald als ein wasserhelles mit Eosin stark färbbares Secret erweisen. Diese kleinen Secretkugeln stellen die ersten Anlagen für den späteren Kristallkegel dar. Im Laufe der Entwicklung nimmt das Secret immer mehr an Volumen zu und erfüllt allmählich den größern Teil der Zelle, die Kerne immer mehr gegen die Cuticula hindrängend. Die Form der Zelle zwingt auch das Secret sich ihr anzupassen und bald hat dasselbe einen solchen Umfang angenommen, daß die vier Secretkegel der zu einer Retinula gehörigen Kristallkegelzellen miteinander in Berührung geraten und schließlich verschmelzen. Wie schnell diese Entwicklung vor sich geht, zeigt die Fig. 27. In Fig. 27 sind die distalen Teile eines Ommatidiums im Längs- und Querschnitt dargestellt. Dieses Stadium ist nur wenig älter als das in Fig. 26 wiedergegebene und wir sehen hier schon den Kristallkegel (*kk*) als kegelförmiges Gebilde mit einem kreisrunden Querschnitt. Einfache dünne Trennungslinien bezeugen noch, daß der Kristallkegel aus vier einzelnen Teilen besteht. Ein Übergangsstadium zwischen den Fig. 26 u. 27 war nicht aufzufinden, ein Beweis für die Schnelligkeit dieser Entwicklungsvorgänge.

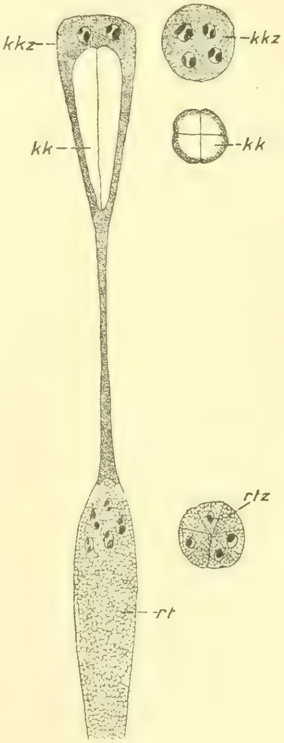


Fig. 27.

Längs- und Querschnitte durch den distalen Teil eines im Entstehen begriffenen Ommatidiums. *kk*, Kristallkegel; *kkz*, Kristallkegelzellen; *rt*, Retinula; *rtz*, Retinulazellen.

Die Kristallkegelzellen selbst werden durch diese Secretbildung stark reduziert und stellen eigentlich nur noch eine Hülle für den Kristallkegel dar. Die Kerne sind durch diesen ganz an die distalen Enden der Zellen gedrängt worden, so daß sie zwischen der Cuticula und dem Kristallkegel liegen.

In dieses Entwicklungsstadium fällt auch ein bedeutendes Längenwachstum der Ommatidien. Während in Fig. 26 die Retinula distal noch von den Semperschen Zellen umschlossen wurde, haben sich diese in ihren proximalen Teilen bedeutend in die Länge gezogen, um mit der Retinula (*rt*) in Verbindung zu bleiben. Die Retinula ist wie der Querschnitt zeigt, aus sieben radiären Zellen zusammengesetzt, die sich um eine ideale Achse gruppieren.

Die Entstehung der Kristallkegel wird von JOHANSEN auf folgende Art beschrieben: »Hinter den Kernen dieser Zellen — SEMPERsche Zellen — können wir gegen Anfang des dritten Puppentages im Zellprotoplasma ein kleines Klümpchen, einer das Licht stärker als das Protoplasma brechenden Substanz, die erste Anlage der Kristallkegelsegmente beobachten. Im Laufe der weiteren Entwicklung werden nun diese Klümpchen größer und nach 4—5tägiger Puppendauer können wir die Kristallkegel als aus vier separaten Segmenten erkennen.« Demnach würde die Entwicklung der Kristallkegel bei *Dytiscus* und *Vanessa* vollständig übereinstimmen.

Um die Entwicklung der einzelnen Teile der Ommatidien weiter verfolgen zu können, müssen wir zu dem Stadium der Fig. 26 zurückkehren.

Wie diese Figur zeigt, hat der Kern der centralen Retinulazelle (Fig. 26 *bz*) fast das proximale Ende derselben erreicht. Es läßt sich aber ferner feststellen, daß mit dem Kern auch diese centrale Zelle vollständig in die basalen Teile der Retinula gerückt ist, wo sie eine kleine Anschwellung (Fig. 26 *bz*) hervorruft. Distal verläuft die Zelle in einer Spitze, die im Laufe der Entwicklung mehr und mehr reduziert wird.

Neben den SEMPERschen und den Retinulazellen finden wir nun noch andre, die auch auf diesem Entwicklungsstadium noch ihrer ganzen Länge nach die Augen durchziehen, die Pigmentzellen (Fig. 26 *pgz*). Distal schließen sich die Pigmentzellen an die Cornea an, zu deren Entwicklung sie neben den SEMPERschen Zellen beizutragen haben und proximal erstrecken sie sich bis an die Basalmembran (Fig. 26 *bm*), die das Auge von dem Innern des Kopfes abschließt. Die Kerne der Pigmentzellen, die ursprünglich über die ganze Augenanlage verteilt sind, zeigen im Laufe der Entwicklung die Tendenz, sich in die distalen Partien zu verlagern. Den distalen Teilen der Zellen fällt auch die Hauptproduktion des Pigments zu, das in der Nähe der Kristallkegel in großen Massen aufgehäuft wird und im allgemeinen die Bezeichnung Irispigment führt. Hiervon unterscheidet man das Retinapigment, das in den proximalen Teilen der Retinulazellen entsteht und das bei *Dytiscus* die frühzeitige Erkennung der imaginalen Augenanlage bewirkt. Der feine hufeisenförmige Pigmentstreifen, der schon durch die Larvencuticula sichtbar ist, stellt die ersten Spuren des Retinapigments dar.

Über das erste Auftreten von Pigment in der Retinula bei *Vanessa* hat JOHANSEN eine sonderbare Auffassung geäußert. Er glaubte nachweisen zu können, daß es nicht ein Ausscheidungsprodukt der Zellen ist, in denen man es bei der Imago findet. Es stammt nach seiner Ansicht vielmehr von den Raupenaugen, die mit Beginn der Metamorphose die Hypodermis durchwandern und sich am Ganglion opticum anlagern. Diese Raupenaugen werden zum größten Teil von den zahlreichen bei der Metamorphose auftretenden Phagocyten aufgelöst, und er konnte auch in den Phagocyten große Pigmentballen erkennen, die allmählich in kleinere Pigmentmassen zerfielen und einen helleren Ton annahmen. Er knüpft daran die Vermutung, daß die Phagocyten nicht nur das Pigment an die Hypodermiszellen abliefern, sondern daß sie selbst von diesen aufgenommen werden. Während dieser Umbildung soll das Pigment für einige Zeit unsichtbar werden, um dann in den Zellen der Komplexaugen als dauerndes Pigment ausgeschieden zu werden.

Diese Vermutungen JOHANSENS erscheinen bei genauer Betrachtung der Verhältnisse recht unwahrscheinlich. Würde in den Zellen der imaginalen Augenanlagen kein Pigment entstehen, dann müßte man alles anzutreffende Pigment auf die Larvenaugen zurückführen und wenn JOHANSEN die Größe der Larven- bzw. Raupenaugen und die in ihnen enthaltenen Pigmentmassen mit dem Imagoauge verglichen hätte, dann hätte er schon erkennen müssen, daß das Larvenpigment nur einen Bruchteil des imaginalen darstellt. Bei *Dytiscus marginalis* werden außerdem die Stemmata fast in ihrer ganzen Ausdehnung als Rudimente angetroffen und es dürfte nach dieser Auffassung das Käferauge nur sehr wenig Pigment aufweisen.

Von einer Übertragung des Pigments durch die Phagocyten konnte ich bei *Dytiscus* nichts beobachten. Soweit das Pigment der Stemmata von den Phagocyten überhaupt angegriffen wurde, wurde es auch von ihnen aufgelöst. Dabei ist es selbstverständlich, daß bei der fortwährenden Wanderung der Phagocyten das Pigment aus seiner ursprünglichen Lage verschleppt wird und es erscheint gar nicht ausgeschlossen, daß auf diese Art einmal ein geringer Pigmentrest mit in die imaginale Augenanlage hineingetragen wird. Jedoch diese zufällige Erscheinung zu verallgemeinern, erscheint nicht angebracht und wird wohl wenigstens für *Dytiscus* durch die oben angeführten Gründe zur Genüge widerlegt.

Was die Entstehung des imaginalen Pigments anlangt, so zeigte sich, daß in den proximalen Enden der Retinulazellen zuerst schwache Spuren von hellbraunem Pigment auftraten und zwar auf einem Entwicklungsstadium, das ungefähr dem in Fig. 26 dargestellten entspricht. Phagocyten konnten in oder bei den Retinulazellen nicht festgestellt werden. Kurze Zeit darauf, vielleicht auf dem Stadium der Fig. 27, zeigt sich auch in den peripheren Teilen der Augenanlage das erste Pigment und zwar in den sogen. Hauptpigmentzellen (Fig. 26 *pgz*), die den Raum zwischen den einzelnen Ommatidien erfüllen.

Die Pigmentübertragung wie sie Johansen beschreibt, hat auch Kirchhoffer nicht beobachten können, vielmehr treten auch bei *Dermestes* die ersten Spuren des imaginalen Pigments in den proximalen Enden der Retinulazellen auf.

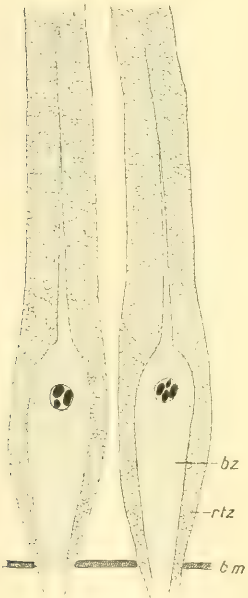


Fig. 28.
Längsschnitt durch die basalen Teile zweier Ommatidien. *bm*, Basalmembran; *bz*, Basalzelle; *rtz*, Retinulazellen.

Auf späteren Stadien finden sich auch geringe Mengen von Pigment in den nervösen Elementen, die in unmittelbarer Nähe der Retinulae liegen, sie dürften aber erst sekundär aus den letzteren dorthin eingewandert sein.

Bevor eine solche Einwanderung allerdings möglich ist, muß das die Retinulae von den Nervenendigungen trennende Hindernis, die Basalmembran durchbrochen werden. Es geschieht dies durch die basalen Endigungen der Retinulazellen. Die Fig. 28 stellt einen Längsschnitt durch die proximalen Enden zweier Retinulae dar. Sowohl die radiären Zellen (*rtz*) als die centralen (*bz*) haben sich in proximaler Richtung etwas verlängert und so die Basalmembran (*bm*) durchbrochen. Gleichzeitig verschwinden an den basalen Enden die Zellgrenzen, um jedenfalls den Nervenfasern den Eintritt in die Retinulazellen zu gestatten.

Wenn alle übrigen Elemente des Komplexauges bis zu einer gewissen Vollendung entwickelt sind, wird als letztes das Rhabdom gebildet. Es ist das Produkt von sechs Zellen, die es in Form einer centralen Achse absondern.

Wie die Figg. 26 u. 28 zeigen, wird im Laufe der Entwicklung die centrale Retinulazelle mehr und mehr auf die basalen Teile der Augenanlage beschränkt. In Fig. 28 zeigt diese Zelle noch einen dünnen Fortsatz der zwischen den radiären Retinulazellen verläuft, jedoch auch dieser Fortsatz verschwindet im Laufe der Entwicklung und an seine Stelle tritt ein stabförmiges Gebilde, das von sechs der sieben radiären Retinulazellen gemeinsam ausgeschieden wird. Dieser Stab weist zunächst einen ellipsenförmigen Querschnitt auf, wie die Fig. 29 *rh* zeigt, und unterscheidet sich besonders von den umgebenden Elementen durch sein starkes Lichtbrechungsvermögen.

Da das Rhabdom nur von sechs Zellen gebildet wird, wir aber ursprünglich sieben radiäre Retinulazellen vorfanden, muß diese siebente Zelle auf irgend eine Art aus dem Verband der Retinula ausgeschieden sein. Die Antwort auf diese Frage gibt ebenfalls die Fig. 29. Wir sehen außerhalb des Verbandes der Retinulazellen I—VI die ehemalige siebente Retinulazelle (Fig. 29 *rtz* VII) liegen. Die Fig. 30, die einen Querschnitt durch die Region der basalen Retinulazelle (*bz*) darstellt, zeigt, daß auch an dieser Stelle die siebente radiäre Zelle aus dem Verbande der Retinula ausgeschieden und rudimentär geworden ist.

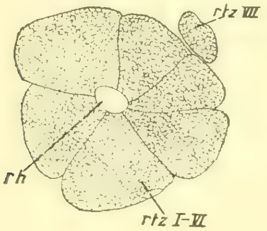


Fig. 29.

Querschnitt durch eine Retinula während der Bildung des Rhabdoms. *rh*, Rhabdom; *rtz I-VI*, Retinulazellen; *rtz VII*, rudimentäre Retinulazelle.

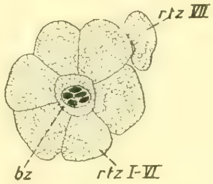


Fig. 30.

Querschnitt durch eine Retinula in der Region der Basalzelle. *bz*, Basalzelle; *rtz I-VI*, aktive Retinulazellen; *rtz VII*, rudimentäre Retinulazelle.

Einen Grund für eine derartige Ausschaltung einer ursprünglich gleichwertigen Zelle vermag ich nicht anzugeben, jedenfalls besteht aber die Tatsache, daß schon einige Zeit bevor die Basalzelle ihre definitive Lage eingenommen hat, eine der radiären Zellen mit der Weiterentwicklung der übrigen nicht gleichen Schritt hält. Allmählich wird diese Zelle, deren Durchmesser hinter dem der anderen bedeutend zurücksteht, auch von der centralen Achse verdrängt, um schließlich wenigstens in den basalen Teilen der Retinula, vollständig aus dem ursprünglich rosettenförmigen Verbande verdrängt zu werden.

Während GRENACHER annahm, daß das Rhabdom von *Dytiscus marg.* von vier Zellen abgeschieden würde, hat HESSE an einer Reihe von Objekten bewiesen, daß es sechs der ursprünglichen sieben radiären Retinulazellen sind und daß die siebente Zelle rudimentär wird. Im übrigen wird auch durch die neuesten Untersuchungen von Johnas und Bedau die vorherrschende Achtzahl der Retinulazellen bestätigt.

Hingegen kommt Johansen zu dem Resultat, daß die ursprünglich central gelegene siebente Retinulazelle — er findet nur sieben — in den Verband der radiären Zellen eintritt und mit diesen gemeinsam eine »helle Achse« absondert, in der die erste Anlage des Rhabdoms zu erblicken ist. Ob *Vanessa* nur sieben Retinulazellen aufweist, vermag ich nicht zu entscheiden, wahrscheinlich ist es nicht, nachdem für eine so große Anzahl von Insekten die Achtzahl als einwandfrei festgestellt ist.

Mit der Bildung des Rhabdoms ist die Entwicklung des Komplexauges abgeschlossen und gleichzeitig erreicht auch die gesamte Metamorphose ihr Ende mit der Sprengung der Puppenhaut durch die Imago.

Das Komplexauge.

Was die morphologischen Verhältnisse der zusammengesetzten Augen der Arthropoden anlangt, so ist es ebenfalls das Verdienst Grenachers die heutigen Anschauungen über diese Punkte begründet zu haben. Die von ihm eingeführten Bezeichnungen für die einzelnen Elemente der das Komplexauge zusammensetzenden Ommatidien sind bereits an andrer Stelle hervorgehoben worden.

Die Käferaugen von *Dytiscus marginalis* liegen zu beiden Seiten des Kopfes und nehmen dort den größten Teil der seitlichen Kopfwand ein, sich auch noch dorsal und ventral erstreckend. Eingehende Darstellungen der äußeren Lage der Augen sind bereits von Euscher gegeben und brauchen hier nicht wiederholt zu werden. Die Fig. 36*a* zeigt ein Komplexauge, wie es sich bei einer Seitenansicht des Käferkopfes darstellt. Auffallend ist neben der systematischen Anordnung der Facetten die starke Wölbung des Auges. Die Fig. 36*b* stellt eine kleine Anzahl nebeneinander liegender Facetten dar und beweist, daß es sich um regelmäßige Sechsecke handelt, die die Cornealinsen bilden.

Die Cuticula, die wir soweit sie das Auge bedeckt, als Cornea bezeichnen, weist nach außen nur sehr geringe konvexe Vorwölbungen auf, so daß wir die einzelnen kleinen Linsen, die die Cornea zusammensetzen als plankonvex bezeichnen können. Jede dieser Cornealinsen oder -Facetten gehört nun zu einem Ommatidium, von denen Leinemann bei *Dytiscus marginalis* in einem Auge 9000 gezählt hat.

Um die morphologischen Verhältnisse der einzelnen Elemente eines Ommatidiums genauer zu erläutern, sind in Fig. 31 drei nebeneinander liegende Einzelaugen auf einem Längsschnitt dargestellt.

Wenn wir von der Cornea ausgehend die einzelnen Elemente in proximaler Richtung nacheinander betrachten, so ist zunächst von der sogen. Linse kurz folgendes zu sagen. Im Gegensatz zu der nach außen kaum zu bemerkenden Wölbung — sie ist in den Figuren unberücksichtigt gelassen — ist die Linse nach innen sehr stark gewölbt (Fig. 31 *cl*) und verursacht eine beträchtliche Dicke der Cornea.

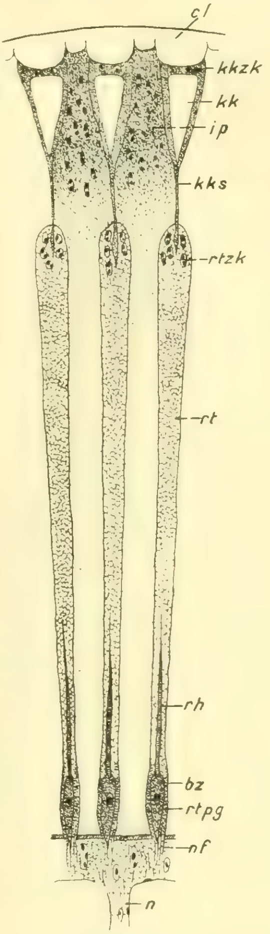


Fig. 31.

Längsschnitt durch 3 Ommatidien eines erwachsenen Käfers. *bz*, Basalzelle; *cl*, Cornealinse: *ip*, Irispigment; *kk*, Kristallkegel: *kks*, Kristallkegelscheide; *kkzk*, Kristallkegelzellkerne; *n*, Nervenstrang; *nf*, Nervenfaser; *rh*, Rhabdom; *rt*, Retina; *rtpg*, Retinapigment; *rtzk*, Retinazellkerne.

An die Linsen legen sich nach innen je vier Zellen an, die schon vorher besprochen wurden, die Kristallkegel- oder Semperschen Zellen (Fig. 31 *kkz*). Die Kerne der Kristallkegelzellen (*kkzk*) liegen auch bei dem fertig entwickelten Ommatidium zwischen Linse und Kristallkegel. Der letztere zeigt eine typische Kegelform und ist von den Semperschen Zellen vollständig umschlossen, weshalb man diese auch Kristallkegelscheide genannt hat. Proximal verjüngt sich die Kristallkegelscheide mehr und mehr und trägt einen Fortsatz, der sich zwischen die distalen Enden der Retinulazellen drängt und dort nachdem er sich erst etwas erweitert hat (Fig. 31 *kks*) spitz endet.

Bereits Grenacher beobachtete diese Verlängerung der Kristallkegelscheide und er glaubte in ihr die Verbindung zwischen dem Kristallkegel und dem Rhabdom zu erkennen.

Kirchhoffer hat jedoch nachgewiesen, daß kurz hinter der oben beschriebenen Erweiterung oder Anschwellung dieser Fortsatz in einer kurzen Spitze endigt. Über die Bedeutung dieses Fortsatzes für das Auge sind außer der Grenacherschen nicht zutreffenden Vermutung keine Betrachtungen angestellt, und ich kann auch nicht zur Lösung dieser Frage beitragen, da ich nichts weiter feststellen konnte, als daß während der ganzen Entwicklung des Auges die proximalen Enden der Semperschen Zellen mit den distalen der Retinulazellen untrennbar verbunden erschienen.

Die Retinulae stellen sich als regelmäßige langgestreckte Zellgruppen (Fig. 31 *rt*) dar, die an beiden Enden eine geringe Anschwellung aufweisen. Die distale Anschwellung wird hervorgerufen durch die hier liegenden Kerne (*rtzk*) der Retinulazellen, während die proximale durch die basale Retinulazelle (*bz*) verursacht wird.

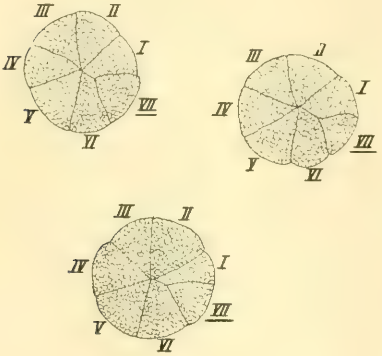


Fig. 32.

Querschnitt durch den distalen Teil dreier nebeneinander liegender Retinulae *I*—*VI*, aktive Retinulazellen; *VII*, verdrängte Retinulazelle.

Während wir bereits am Schlusse der Entwicklung sahen, daß die proximalen Teile einer Retinula sekundär aus sechs radiären Zellen bestehen und daß die siebente dort rudimentär geworden ist, liegen in den distalen Teilen die Verhältnisse etwas anders. Die Fig. 32 stellt einen Querschnitt durch drei nebeneinanderliegende Retinulae dar und zwar ist der Schnitt etwas proximal von den Kernen (Fig. 31 *rtzk*) gelegt. Wir sehen, daß hier die Retinulae aus sieben Zellen zusammengesetzt sind (Fig. 32 *rtz*). Von diesen sieben Zellen berühren sich nun sechs in der centralen Achse, während die siebente nicht bis an diese Achse heranreicht. Es ergibt sich also hieraus, daß die siebente radiäre Retinulazelle, die in den proximalen Teilen vollständigen aus dem ursprünglichen Verbande verdrängt wird, in den distalen Teilen noch im Verbande der Retinula verbleibt, obwohl sie morphologisch mit den übrigen Retinulazellen auch hier nicht mehr gleichgesetzt werden kann.

Hesse und Kirchhoffer haben dieses Verhalten ebenfalls an mehreren Objekten festgestellt, jedoch legen sie ihm keine weitere Bedeutung bei.

Im übrigen zeigen die drei hier ausgewählten nebeneinanderliegenden Retinulae (Fig. 32), daß es sich in jeder Retinula um die gleiche Zelle (Fig. 32 VII) handelt, die von der centralen Achse verdrängt wird.

Grenacher glaubte in den distalen Teilen der Retinula nur sechs Kerne zu sehen, weshalb er auch auf das Vorhandensein von nur sechs Zellen schloß. Es dürfte ihm wohl der Kern der in Rückbildung begriffenen siebenten Retinulazelle (Fig. 32 *rtz VII*), der natürlich den Umfang der Retinulazellkerne *I*—*VI* nicht aufweist, entgangen sein.

Hesse hat die Grenachersche Zählung der Kerne nicht nachgeprüft und kommt deshalb zu folgendem Schluß: »Wenn Grenacher in der kernhaltigen Anschwellung am vorderen Ende der Retinula sechs Kerne zählen konnte, so gehören diese wohl zu den funktionierenden Retinulazellen. Einen weiteren Kern findet man in dem Nervenbündel proximal von der Basalmembran des Auges, doch kann ich nicht sicher behaupten, daß er zu der rudimentären Zelle gehöre; nur die ausnahmsweise Stellung von Zelle und Kern legt eine solche Vermutung nahe.«

Nach Hesses Vermutung müßte also der Kern einer Retinulazelle im Laufe der Entwicklung in die Schicht der nervösen Elemente, die proximal von der Basalmembran liegen, hineingewandert sein. Mir ist beim Verfolgen der Entwicklung ein solcher Vorgang nicht bekannt geworden, jedoch halte ich diese Kerne (Fig. 31 u. 35, *gzk*) für solche der nervösen Elemente. Obwohl ich diese Verhältnisse nicht besonders eingehend untersucht habe, möchte ich die Vermutung aussprechen, daß es sich hier um Ganglienzellen und deren Kerne handelt, da sie morphologisch den Ganglienzellen vollständig gleichen.

Auch Kirchhoffer fand bei *Dermestes* den distalen Teil der Retinulae aus sieben Zellen bestehend und es war ihm auch möglich die Zahl der vorhandenen Kerne auf sieben festzustellen, wovon er folgende Beschreibung gibt: »Grenacher zählt im distalen Teil der Retinulae nur sechs Zellen und sechs Kerne. Die Zusammensetzung der Retinulae aus sieben Zellen kommt aber gerade in diesem Teile, in welchem die Zellen noch alle die gleiche Größe haben, auf Querschnitten zweifellos zum Ausdruck. Die Kerne dieser sieben Zellen liegen nun nicht immer in einer Schnittebene. Ich fand jedoch ständig eine Anzahl von Retinulae, bei welcher die sieben Kerne von einer Schnittebene getroffen waren.«

Wie wir schon sahen, wird von den basalen Teilen der Retinulae der eigentliche recipierende Apparat das Rhabdom gebildet. Das Rhabdom bei *Dytiscus* stellt sich als ein vierkantiger distal spitz verlaufender Stab dar, der ungefähr die Länge von einem Drittel der Retinula besitzt. Mit seinem distalen spitzen Ende verläuft er in der Achse der Retinula, während das proximale etwas abgerundete Ende in die basale Retinulazelle hineinragt und dort häufig in unmittelbarer Nähe des Kernes endigt. Die Fig. 34 stellt einen Längsschnitt durch die basalen Teile zweier benachbarter Retinulae dar. Wir sehen wie das lancettförmige Rhabdom (*rh*) mit seinem proximalen Ende in die Basalzelle hineinragt.

Das Protoplasma der Retinulazellen reicht nicht direkt bis an das Rhabdom heran, sondern es ist durch eine helle Zone (Fig. 34 *hzo*) von diesem getrennt. Dieser schwachfärbbare Mantel, der das ganze Rhabdom umschließt, dürfte die Stelle bezeichnen, an der die feinsten Nervenendigungen mit dem Rhabdom in Verbindung treten, die von Hesse so bezeichnete Schaltzone. Auch Johnas hat bei den Lepidopteren den hellen Mantel auf Längs- und Querschnitten beobachtet.

Auf sehr dünnen Schnitten erweist sich das Rhabdom als aus kleinen Stiftchen zusammengesetzt, die senkrecht auf der Längsachse des Ommatidiums stehen (Fig. 34 *sti*). Jedoch sind durch eine Kittsubstanz diese Stiftchen fest miteinander verbunden, so daß sich nicht nachweisen läßt, ob die Stiftchen mit einem Ende nach einer centralen Achse hinzeigen, oder ob sie nicht an eine solche gebunden sind. Es ist aus obigem Grunde auch nicht möglich, bei *Dytiscus* das Vorhandensein von Rhabdomeren zu bestätigen, obwohl verwandte Insektengruppen deutliche Rhabdomere aufweisen, ist es bei diesem Objekt keinem der Beobachter gelungen, die sich damit beschäftigt haben.

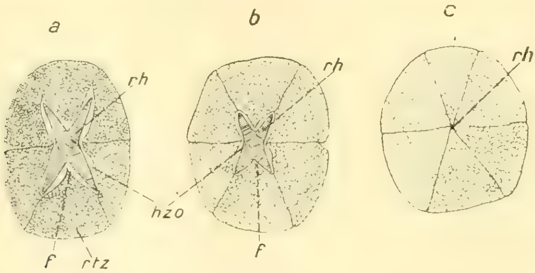


Fig. 33.

Drei Querschnitte durch ein Rhabdom, die Zuspitzung desselben zeigend. *f*, Furche; *hzo*, helle Zone; *rh* - Rhabdom; *rtz* Retinulazelle.

Auf Querschnitten zeigt sich, daß die Seitenflächen des Rhabdoms tiefe Furchen aufweisen, und daß es von sechs Zellen umschlossen wird. Die Fig. 33 stellt verschiedene Querschnitte durch ein Rhabdom dar. Der Schnitt *a* ist durch die basalen Teile gelegt und zeigt das Vorhandensein von vier scharfen Kanten, die den Querschnitt fast als sternförmig erscheinen lassen. Die Retinulazellen sind so angeordnet, daß die einen stumpfen Winkel bildenden äußeren Begrenzungsflächen von zwei Zellen und die kleineren einen spitzen Winkel bildenden Flächen von einer Zelle begrenzt werden.

Die helle Zone ist auch auf allen Querschnitten (Fig. 34 *hzo*) deutlich zu erkennen und es erscheint vollständig ausgeschlossen, daß es sich um ein Produkt der Konservierung oder sonstiger äußerer Einflüsse handelt.

Die Schnitte Fig. 33 b u. c, die durch die Mitte und das distale Ende des Rhabdoms gelegt sind, beweisen, daß es sich distalwärts mehr und mehr verjüngt.

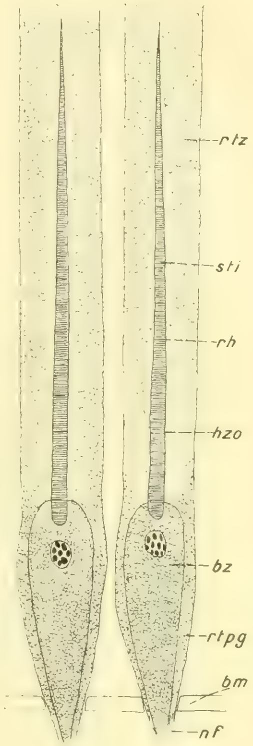


Fig. 34.

Längsschnitt durch den basalen Teil zweier Retinulae des Käfers. *bm*, Basalmembran; *hzo*, helle Zone; *nf*, Nervenfaser, *rh*, Rhabdom; *rtz*, Retinulazelle; *rtpg*, Retinapigment; *sti*, Stiftchen.

Grenacher hat bereits die sternförmige Gestalt des Querschnittes durch ein Rhabdom erkannt, im übrigen basieren seine Resultate auf der erwähnten falschen Voraussetzung, daß die Kristallkegelscheide einen Teil des recipierenden Apparates darstelle.

Hesse gibt von dem Rhabdom von *Dytiscus marg.* folgende Beschreibung: »Dies vierkantige Rhabdom gehört nicht zu vier Zellen wie Grenacher nach seiner Gestalt vermutete, ich konnte vielmehr sechs gut ausgebildete und eine siebente rudimentäre, d. h. an das Rhabdom nicht mehr heranreichende Retinulazelle zählen, deren Verteilung so ist, daß an zwei gegenüberliegenden Kanten je eine, an den beiden andern je zwei Zellen liegen. An sehr dünnen Längsschnitten durch die Rhabdome sah ich dieselben quergestreift, ebenso erscheinen sie auf besonders dünnen Querschnitten, also auch hier offenbar eine Zusammensetzung aus Stiftchen.«

An dieser Stelle möchte ich ein Organ kurz erwähnen, das von Hesse und teilweise auch von Kirchhoffer beschrieben wurde, das ich aber bei *Dytiscus marginalis* im Gegensatz zu diesen Autoren leider nicht auffinden konnte, das Basalorgan.

Hesse gibt davon für *Dytiscus* folgende Beschreibung: »An der Basis jeder Retinula hört das Rhabdom eine Strecke weit auf; die an die Retinazellen ansetzenden Nervenfasern weichen auseinander, und in dem so geschaffenen Raum liegt axial eine Zelle mit großem Kern, — die Basalzelle — die sich proximal in eine Nervenfaser auszieht, distal aber einen stark färbbaren Aufsatz trägt, der besonders da, wo er der Zelle aufsitzt, eine Längsstreifung erkennen läßt; an Querschnitten erscheint dieser Aufsatz zweiteilig — ich kann aber keine Erklärung für diese Teilung geben. — Was mag dies für ein Gebilde sein?«

Kirchhoffer hat die Zweiteilung dieses Organs nicht beobachten können und gibt von seinen Beobachtungen die folgende Beschreibung: »Das basale Rhabdomer steht mit dem von den sechs Sehzellen gebildeten Rhabdom in innigster Verbindung, so daß es wie ein Fortsatz desselben erscheint, lediglich an der Verbindungsstelle ist eine stärkere Färbung zu erkennen. Ich konnte aber auf manchen Schnitten sehen, daß es sich von dem Rhabdom in der Weise getrennt hatte, daß zwischen beiden ein central gelegener heller Raum vorhanden war, während die Verbindung außen noch bestand. Wenn dieser Zustand auch nur einer Schrumpfung zuzuschreiben ist, so macht er doch die Trennungsstelle sichtbar und es kann daraus auf eine getrennte Anlage geschlossen werden. Das basale Rhabdomer wird von der Basalzelle vollständig umschlossen. Helle Räume, wie sie Hesse darstellt, waren auf meinen Präparaten nicht vorhanden.«

Kirchhoffer erblickt also in dem Basalorgan ein von der Basalzelle abgeschiedenes Rhabdomer, das von dieser Zelle vollständig umschlossen wird und das mit dem distalen Rhabdom in »innigste Verbindung« tritt.

Wenn man von diesem Gesichtspunkte aus die Beobachtungen Kirchhoffers mit den meinen vergleicht, so ergeben sich eigentlich keine fundamentalen Differenzen mehr. Oben wurde bereits gezeigt, daß das Rhabdom mit seinem proximalen Ende von der Basalzelle umschlossen wird. Führt man nun die von Hesse und Kirchhoffer beobachtete Trennung dieses basalen Teiles von dem übrigen Rhabdom vollständig auf mechanische Einflüsse zurück — bei den von mir angewandten Methoden war sie nie zu bemerken — so ergibt sich, daß wir es mit einem einheitlichen Rhabdom zu tun haben, dessen basaler Teil auf die Basalzelle zurückzuführen sein dürfte. Es erscheint mir wenigstens ausgeschlossen, daß eine sekundäre Wanderung des Rhabdoms in basaler Richtung stattfinden könnte. Den oben angeführten Beobachtungen über die Entwicklung des Rhabdoms wäre dann noch hinzuzufügen, daß im ganzen sieben Zellen — distal sechs radiäre und basal eine centrale — zu seiner Bildung beitragen.

Diese Retinulazellen stehen sämtlich durch je eine Nervenfaser, die auf sehr dünnen Schnitten deutlich zu erkennen ist, mit dem Ganglion opticum in Verbindung. Zuvor müssen sie aber die nervöse Zellschicht durchlaufen, die basal von der Basalmembran liegt. Proximal von dieser Zellschicht vereinigen sich die Nervenfasern einer größeren oder kleineren Anzahl von Retinulae zu je einem Nervenstrang (Fig. 31 u. 35 *n*), der zu dem Ganglion opticum führt.

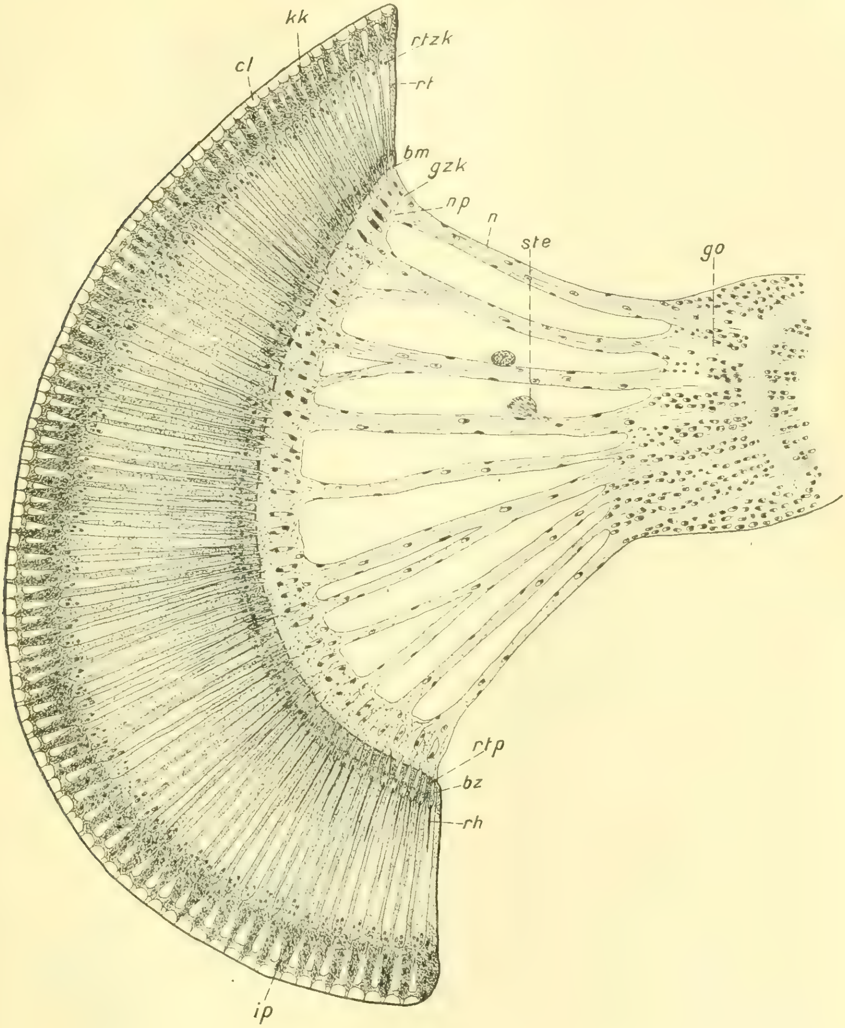


Fig. 35.

Schnitt durch ein Komplexauge nebst den peripheren Nerven, wie er sich auf Querschnitten durch den Käferkopf ergibt. *bm*, Basalmembran; *bz*, Basalzelle; *cl*, Cornealinse; *go*, Ganglion opticum; *gzk*, Ganglienzellkerne; *ip*, Irispigment; *kk*, Kristallkegel, *n*, Nervenstrang; *np*, Nervenpigment; *rh*, Rhabdom; *rt*, Retina; *rtp*, Retinapigment; *rtzk*, Retinazellkerne; *ste*, rudimentäre Stemmata.

Die Lage des Pigments im Komplexauge ist schon bei der Betrachtung der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge erörtert worden.

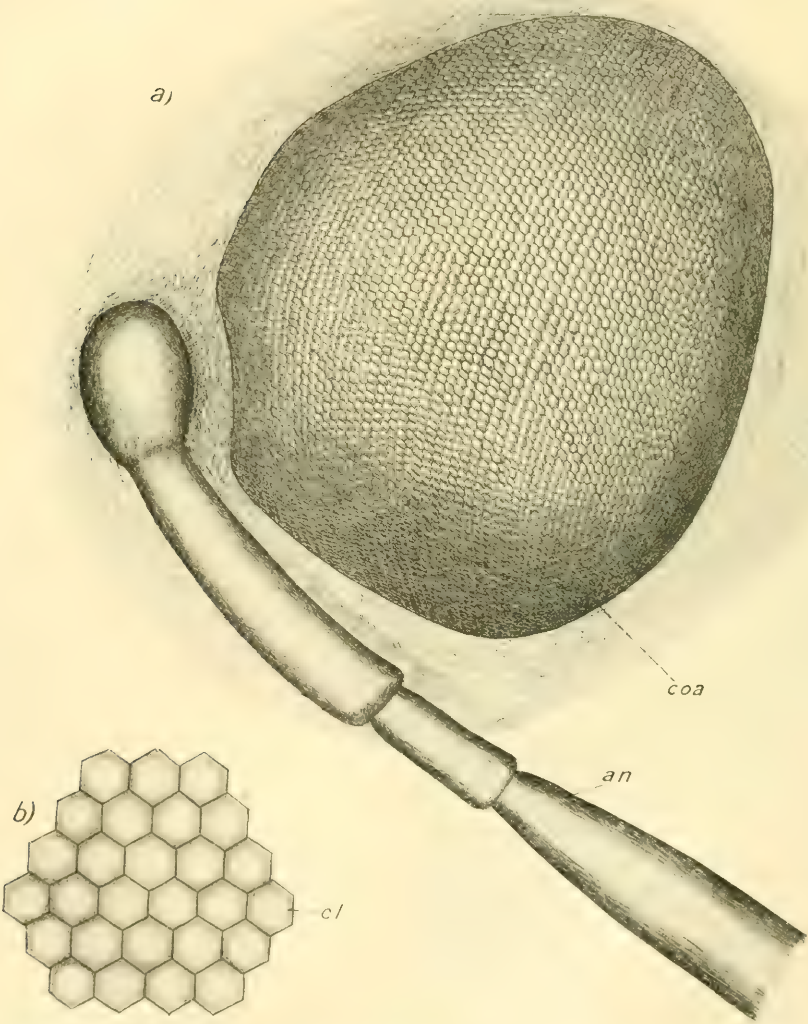


Fig. 36*a* und *b*.

Fig. *a*. Käferauge, wie es sich bei einer Seitenansicht des Kopfes ergibt. *an*. Antenne; *coa*. Komplexauge — Fig. *b*. Eine Anzahl von Corneafacetten bei starker Vergrößerung. *cl*. Cornealinse.

Die Fig. 35, die einen Medianschnitt durch das Käferauge darstellt, zeigt deutlich, daß wir es mit zwei getrennten Pigmentzonen zu tun haben. In der Nähe der Cornea (*cl*) zwischen den Kristallkegeln (*kk*), sehen wir das Irispigment (*ip*) in Form eines breiten dunklen Streifen auftreten. Ein weiterer dunkler Streifen zeigt sich distal von der Basalmembran (*bm*), es ist dies die Region des Retinapigments (*rtp*), das sich besonders in der Nähe der basalen Retinulazelle (*bz*) stark anhäuft. Ferner weisen die Nerven, die in unmittelbarer Nähe der Basalmembran liegen, Spuren von Pigment auf.

Exner verdanken wir die Entdeckung der Pigmentwanderung im Auge. Er fand, daß bei einem Tiere, das im Hintergrunde eines Zimmers getötet wurde, das Pigment eine andre Lage einnimmt, als bei einem solchen, das den Sonnenstrahlen ausgesetzt war bevor es getötet wurde. Ersteres bezeichnet er als Dunkelauge, letzteres als Lichtauge. Im Dunkelauge liegt das Pigment zwischen den Kristallkegeln, während es im Lichtauge zwischen die distalen Enden der Retinulae gerückt ist.

Nach den Beobachtungen von Exner müßte also der in Fig. 35 dargestellte Schnitt zu einem Dunkelauge gehören. Es läßt sich dem auch nicht widersprechen, denn die Konservierung der Käfer fand stets mehr oder weniger im Hintergrunde des Zimmers und nie direkt in der Sonne statt. Eingehendere Untersuchungen wurden über diesen Punkt nicht angestellt.

Zusammenfassung.

1. Die Stemmata zeigen zwei Arten von recipierenden Elementen nämlich horizontale Stäbchen mit kleinen Sehzellen und vertikale Stäbchen mit großen Sehzellen.
2. Die Stäbchen sind im allgemeinen als hohle Gebilde aufzufassen, die die distalen Enden der Sehzellen umschließen.
3. Neben den sechs Stemmata findet sich auf jeder Seite des Larvenkopfes ein hier als Augenfleck bezeichnetes Organ, das als Sehorgan angesprochen werden muß, da es:
    a) ein glaskörperartiges Gebilde aufweist,
    b) deutliche Stäbchen trägt,
    c) durch einen Nerv mit dem Ganglion opticum in Verbindung steht.
4. Die Stemmata leisten während der Metamorphose den auflösenden Elementen Widerstand, so daß sie in der Imago allerdings ohne Linse und Glaskörper noch angetroffen werden.
5. Bei der Entwicklung der Retinula wandert von den acht Zellen die central gelegene basalwärts.

6. Von den sieben radiären Retinulazellen wird eine in den proximalen Teilen aus der Retinula verdrängt und gelangt nicht wie die übrigen zur Bildung des Rhabdoms.
7. Das Rhabdom ist ein Produkt von sieben Zellen — Basalzelle plus sechs radiäre — und stellt einen einheitlichen Körper dar.
8. Das Rhabdom ist von einem hellen Mantel — der Schaltzone — umschlossen, der die Ansatzstellen der feinsten Nervenendigungen darstellt.
9. Man unterscheidet Irispigment und Retinapigment, die ihren Ursprung verschiedenen Zellelementen, den Pigmentzellen und den Retinazellen verdanken.

Literaturverzeichnis.

A. Bauer, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.

V. Bauer, Zur inneren Metamorphose des Centralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrbücher. Anat. Abt. Bd. XX. 1904.

K. Bedau, Das Facettenauge der Wasserwanzen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCVII. Bd. 3. Heft. 1911.

A. Berlese, Gli Insetti. Volume primo. Milano 1909.

C. Börner, Die Verwandlungen der Insekten. Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturforsch. Freunde. Nr. 5. 1909.

J. Carrière, Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig 1885.

— Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anz. Bd. IX. Nr. 217, 230. 1886.

E. Claparède, Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X. 1860.

P. Deegener, Die Metamorphose der Insekten. Leipzig und Berlin 1909.

W. Diedrich, Die Facettenaugen der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII. 1909.

S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien 1891.

H. Grenacher, Untersuchungen über die Sehorgane der Arthropoden. Göttingen 1879.

R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901.

G. Holste, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI. 1910.

H. Johansen, Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae L. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Anat. Bd. VI. 1893.

W. Johnas, Das Facettenauge der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII. 1911.

O. Kirchhoffer, Untersuchungen über die Augen der pentameren Käfer. Arch. für Biontologie. Bd. II. Berlin 1908.

— Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von Dermestes vulpinus. I. Teil. Entwicklung des Komplexauges. Archiv für Naturgeschichte. 76. Jahrg. Bd. I. 2. Heft. 1910.

H. S. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

F. Leydig, Das Auge der Gliedertiere. Tübingen 1864.

— Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.

K. Leinemann, Über die Zahl der Facetten in den zusammengesetzten Augen der Coleopteren. Inaug.-Dissertation Münster. Hildesheim 1904.

W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII. 1886.

— Eyes of Molluscs and Arthropods. Journal of Morphology. Vol. I. 1887.

— Studies on the Eyes of Arthropods. II. Eyes of Acilius. Ebenda. Vol. II. 1889.

C. Semper, Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII. 1857.

A. Weismann, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. 1864.

J. Zavrel, Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von Vespa. Sitzungsbericht der königl. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften in Prag. 1902.

— Die Augen der Dipterenlarven und Puppen. Zool. Anz. Bd. XXXI. 1907.

Zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei Linckia.

Von

C. Richters.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 42 Figuren im Text.

Die Neubildung erfolgt bei der Regeneration der Echinodermen durch Entstehung neuer Zellen, so daß man eine echte Regeneration vor sich hat. In den meisten Fällen löst eine Verletzung die Regenerationstätigkeit aus, wobei jedoch zwei Fälle zu unterscheiden sind, nämlich, ob die Verletzung des Tieres ohne sein Zutun erfolgt, oder ob das Tier freiwillig Teile seines Körpers abstößt. In letzterem Fall haben wir es mit Autotomie zu tun. Bei den Seesternen sind es die Arme, welche sich ablösen und zur Ergänzung des Verlorenen zur Bildung neuer Individuen führen, wie dies speziell auch bei *Linckia* der Fall ist, sei es nun, daß die Abtrennung gewaltsam oder mehr spontan erfolgt. Insofern die neuentstehenden Individuen ganz vollständig sind und ihre Zahl bei Ablösung mehrerer Arme eine mehrfache sein kann, geht der Vorgang in eine ungeschlechtliche Fortpflanzung über und beansprucht schon aus diesem Grunde ein weitergehendes Interesse. Jedoch soll auf diese allgemeinen Fragen hier nicht weiter eingegangen werden, sondern es kann in dieser Beziehung auf die vor Kurzem von Korschelt (Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgeschichte, Allgemeiner Teil, S. 628, 1910) für die Echinodermen gegebene Darstellung verwiesen werden.

Von den in der Literatur vorhandenen Angaben, seien hier nur diejenigen herausgegriffen, welche mit dem zu behandelnden Gegenstand in näherer Beziehung stehen. Das weitgehende Regenerationsvermögen von *Linckia* hat schon recht früh Beachtung gefunden.

Nach den Angaben von E. v. Martens, gehen die ersten Beobachtungen über die Regenerationsfähigkeit der Seesterne bis zum

Jahr 1703 zurück, in welchem EDW. SHWYD den Seesternen die Fähigkeit zuspricht, verlorene Arme zu regenerieren, ohne jedoch durch Experimente Beweise dafür zu bringen. RÉAUMUR stellte 1742 zuerst Versuche in dieser Richtung an und bewies, daß eine Neubildung der Arme stattfindet. Nach ihm nahmen GUETTARD und B. DE JUSSIEU Untersuchungen vor, die ergaben, daß ein einzelner Arm neue zu bilden vermag. Bei BONNET (1772) und WALCH (1774) treten uns RÉAUMURS Beobachtungen in verschiedener Auffassung und Formulierung wieder entgegen. CUVIER (1817) spricht den Echinodermen nicht nur die Fähigkeit zu, verlorene Arme zu ersetzen, sondern auch dem einzelnen Arm, sich zu einem vollständigen Individuum zu ergänzen. LAMARCK (1816), SCHWEIGGER (1820), OKEN (1835) und MILNE EDWARDS (1840) halten die Regeneration eines einzelnen Armes nur für möglich, wenn ein Teil der Scheibe vorhanden bleibt. Eine weitere Beobachtung über die Wiederergänzung aus einem Arm und Neubildung des Mundes finden wir bei DALYELL (1851), der die Notwendigkeit der Erhaltung eines kleinen Teiles der Scheibe zur Ergänzung zum ganzen Tier für möglich hält. Vor DALYELL beobachtete schon FORBES (1841) einen regenerierten Seestern, den er mit einem Kometen vergleicht. Ähnliche Formen beobachtete v. MARTENS (1866) bei *Linckia multiforis* und HAECKEL (1877) bei *Ophidiaster* (*Linckia*). Nach v. MARTENS ist es KOWALEVSKY (1872), der sich mit der Teilung und Knospung bei *Asteracanthion* und *Ophidiaster Ehrenbergi* beschäftigt, deren Verhalten grundverschieden ist, da sich bei ersterem das ganze Tier durchteilt, bei letzterem aber nur ein Arm ablöst, der eine neue Scheibe und neue Arme bildet. G. O. SARS (1875) stellte dann eine Anzahl Versuche an und zwar an *Brisinga*, um die Regenerationsfähigkeit einzelner Arme festzustellen. Da sich die Arme leicht und anscheinend freiwillig ablösen und unter günstigen Verhältnissen das ganze Tier neu zu bilden vermögen, vermutete er, daß bei *Brisinga* dieselben Verhältnisse vorliegen, wie bei *Linckia*. Zu dem gleichen Resultat kommt STUDER (1877) bei seinen Untersuchungen an *Labidiaster*. Eine eingehende Behandlung der »Kometenformen« gibt dann HAECKEL (1877). Er untersuchte Exemplare von *Ophidiaster* (*Linckia*) und zwar *Linckia diplax* und *Linckia ornithopus* und kommt zu dem Schluß, daß die »Kometenformen« abgeworfene Arme darstellen, die ohne Vorhandensein einer Mittelscheibe oder Madreporenplatte sich zu einem Tier ergänzen. HAECKEL erklärt dieses Verhalten für eine spontane, normale Bildung und vermutet, daß eine aller ihrer Arme beraubte Scheibe sämtliche wiederzubilden vermag. »Es handelt sich,« so sagt HAECKEL,

»um eine ungeschlechtliche Vermehrung, die alle Charaktere einer echten Metagenesis trägt.« Auf die Beobachtungen von Greeff (1882) an *Linckia Guildingi* komme ich weiter unten noch zu sprechen.

Die Untersuchungen der vorerwähnten Autoren faßt v. Martens (1884) zusammen unter Zugrundelegung von drei verschiedenen Stufen bei der Regeneration der Seesterne im allgemeinen. Er unterscheidet einmal Neubildung verlorener Arme bei ganz erhaltener Scheibe, dann Wiederherstellung eines verlorenen Teiles der Scheibe mit Neubildung der zugehörigen Arme und schließlich Neubildung von Scheibe und Armen aus einem einzelnen Arm, und ordnet in dieses Schema die Ergebnisse seiner Vorgänger ein.

M. L. Frédéricq (1887) erklärt die Selbstverstümmelung der Seesterne als Fortpflanzung durch Teilung und sieht in den Seesternen eine Kolonie von ebensoviel Individuen, wie Strahlen vorhanden sind. Er teilt darin die Ansicht Haeckels.

In das gleiche Jahr fallen die Untersuchungen ven P. und F. Sarasin an 2000 von ihnen gesammelten Exemplaren von *Linckia*. Aus den Beobachtungen ergab sich, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung eine bedeutende Rolle spielt und ein einzelner Arm, ein neues Tier zu bilden vermag. Die Angabe Haeckels dagegen, daß der bildende Arm abfalle und an seiner Stelle ein neuer hervorsprossen könne, wird bestritten. Unter dem Material fanden sich auch interessante Abweichungen. So schien in einem Fall die Neubildung eines ganzen Seesterns an Stelle eines einzelnen Armes vorzuliegen, während drei weitere Exemplare die Bildung eines Seesternstockes zeigten. Hieraus folgert Sarasin, daß, obwohl die Knospenbildung als rein pathologische Erscheinung gedeutet werden kann, eine Neigung zur Stockbildung (Haeckel) nicht unmöglich ist.

Preyer (1887) untersuchte die Regenerationserscheinungen bei den Echinodermen vor allem in physiologischer Beziehung.

Cuénot (1891) äußert sich über die Regeneration bei Echinodermen folgendermaßen: «Si on détache les bras, ils peuvent continuer à vivre pendant quelque temps et dans quelques cas (Linckiidae) ils pourront donner naissance à un nouvel animal, ce qui se comprend, puisqu'ils renferment en puissance tous les appareils organiques et même les organs génitaux. Les radius peuvent peu à peu proéminer à la surface du disque sous forme de rayons et acquérir dans les formes supérieures une véritable individualité, à tel point, que séparés ou non du disque, ils peuvent quelquefois bourgeonner un nouvel organisme. Naturellement il n'y a rien là, qui ressemble à un bourgeonnement aux depens d'un animal central: c'est simplement une décentralisation de la vie.» CUÉNOT setzt sich mithin in Gegensatz zu HAECKEL und SARASIN.

Neue Resultate über die Regeneration bei Seesternen erzielte KING (1898—1900) durch Experimente an *Asterias rubens*, wobei sich ergab, daß ein Fünftel der Scheibe am Arm erhalten bleiben muß, damit eine Regeneration erfolgen konnte. Wurde ein Seestern beim Durchschneiden seiner Scheibe in zwei Teile zerlegt, so regeneriert sich jeder Teil zu einem neuen Individuum, was jedoch nicht gelang, wenn man eine ihrer Arme beraubte Scheibe in zwei Teile zerlegte. Keilförmige, halbkreisförmige oder rechteckige herausgeschnittene Stücke wurden wieder ersetzt und die normale Gestalt des Armes vollständig wiederhergestellt und zwar im Lauf von 3 Monaten.

Weitere Beobachtungen über Regenerationserscheinungen bei Echinodermen, speziell an Ophiuren, machte DAWYDOFF (1901). Er stellte Experimente an *Amphiura* an, durch die er nachwies, daß die Wunde von einer provisorischen Hülle verschlossen wird und daß sich durch Wuchern der Haut über der Amputationsfläche eine feste kompakte Schicht anlegt. Durch Wucherung des Ambulakralkanals wird eine Hervorstülpung der Hautschicht bedingt, welche über der Amputationsfläche eine kleine Anschwellung bildet. In bezug auf die Anlage der Organe fand DAWYDOFF, daß sie alle in dem sich neubildenden Arme aus den entsprechenden Organen des alten Armes hervorwachsen oder Produkte des entsprechenden Keimblattes sind.

Eine Zusammenstellung über Selbstverstümmelung der Tiere gibt RIGGENBACH (1902), wo er das bis dahin an Echinodermen Bekannte zusammenfaßt und einige eigne Beobachtungen hinzufügt. In bezug auf die Ablösung einzelner Arme ohne äußerlich wahrnehmbaren Grund erwähnt er *Linckia*, *Ophidiaster*, *Brisinga*, *Labidiaster* und *Asteracanthion*. Auf die Regeneration verlorener Teile, sowie der einzelnen isolierten Arme geht er nicht näher ein, sondern erwähnt in bezug auf *Linckia* nur noch die Mißbildungen des Regenerats, wie sie von SARASIN beobachtet wurden. Bei der Behandlung der Ursachen zur Autotomie erwähnt RIGGENBACH einen sehr interessanten Fall bei *Asterias richardi* und *Solasterias neglecta*, wo *Myzstomum asteriae* die Ursache ist. Solange die Larve noch jung ist, wird der Seestern nicht von ihr belästigt. Allein, wenn sie an Größe zunimmt, übt sie einen solchen Reiz auf den Wirt aus, daß dieser sich gezwungen sieht, Abhilfe zu schaffen. Er autotomiert einfach den infizierten Arm.

MONKS Untersuchungen (1903) richteten sich auf die Selbstverstümmelung bei *Phataria* (*Linckia*) *unifascialis*. Es ergab sich in der Abtrennung der Arme eine gewisse Regelmäßigkeit, indem dieselbe meist in einem Abstand von 3—6 mm von der Scheibe stattfand. Ein besonderer Anlaß zum Abbrechen der Arme scheint nicht erforderlich zu sein, denn die Tiere können Wärme, Kälte, schlechtes Wasser ertragen, ohne Arme abzuwerfen. Das Abwerfen der Arme ist eigentlich gar kein Abbrechen, sondern ein Auseinanderziehen. Die Beobachtungen ergaben ferner, daß die Regeneration eines Armes nicht momentan einsetzt, sondern daß die abgeworfenen Arme länger als eine Woche leben können, ohne Regenerationsversuche zu unternehmen. Die Ergänzung eines Armes zu einem ganzen Tier kann innerhalb von 6 Monaten vollzogen sein.

Die letzten Untersuchungen über Regeneration bei *Linckia* stammen von KELLOGG (1904), der *Linckia diplax* und *Linckia pacifica* bearbeitete. KELLOGG fand keine Regenerate am Distalende eines verstümmelten Armes, wie SARASIN sie beobachtete. In allen Fällen, die KELLOGG untersuchte, geschah die Regeneration in geradliniger Verlängerung des spitz zulaufenden Endes. Über die ersten Vorgänge der Regeneration eines Armes, der sich in einem gewissen Abstand von der Scheibe losgelöst hat, sagt er: "The cut end has 'calloused' over, apparently by the inbending of the edges of the body wall, but in the center is left a small opening (serving as mouth?). No protuberance indicating a new disc or arm has yet appeared." Weiter erwähnt er einen an beiden Enden regenerierenden Arm, der keine Abweichungen zeigt. Bei allen von ihm untersuchten Fällen handelte es sich um Arme, die ohne ein anhaftendes Stück der Scheibe abgeworfen worden sind.

Es wäre nun noch zu betrachten, bei welchen Seesternen Teilungen, ähnlich denen von *Linckia* beobachtet wurden, beziehungsweise, wie bei diesen die Regeneration vor sich geht. Eine anscheinend freiwillige Teilung beobachtete KOWALEVSKY bei *Asteracanthion tenuispinus* und zwar eine Halbierung und Ergänzung beider Hälften, indem sich beispielsweise ein sechsarmiges Tier in zwei dreiarmige, ein siebenarmiges in ein drei- und ein vierarmiges teilte und sich beide Hälften zu neuen Tieren ergänzten. Gleichzeitig machte KOWALEVSKY Beobachtungen an *Ophidiaster*, von denen nur wenige Exemplare regelmäßige Arme hatten, vielmehr fanden sich Tiere mit einigen großen Armen, wogegen andre wie abgerissen erschienen. KOWALEVSKY fand auch einzelne Arme, bei denen man die vier andern kaum gewahren konnte, aber auch wieder solche, die im Begriff standen sich abzulösen.

Bei abgetrennten Armen verdickt sich der zentrale Stumpf, aus dem schließlich vier neue Arme hervorsprossen, anfangs als kleine Papillen, die bei wenigen zu ganzen Armen auswachsen.

Die letztere Bemerkung läßt darauf schließen, daß KOWALEVSKY nur sehr jugendliches Material zur Verfügung hatte. Eine Teilung der Scheibe, wie er sie bei *Asteracanthion tenuispinus* beobachtete, wurde bei *Ophidiaster* nie gefunden. Die von DAWYDOFF an *Amphiura* beobachteten Regenerationsvorgänge wurden schon oben erwähnt.

Die von KING an *Asterias rubens* gemachten Experimente erwiesen, wie schon erwähnt, die Regenerationsfähigkeit dieser Form, sind aber mit den Beobachtungen an *Linckia* nicht zu vergleichen, da der auslösende Reiz im einen Fall ein operativer Eingriff war, im andern Fall aber einen von dem Tier selbst ausgehenden Vorgang darstellt.

Über die Regenerationserscheinungen bei den Seesternen ist, zumal im Hinblick auf die inneren Vorgänge nur wenig sicheres bekannt und es sollte versucht werden, an der Hand des reichen BRAUERschen Materials von *Linckia multiforis* gerade bei dieser Form die Verhältnisse etwas zu klären; freilich konnte das nur in einem ziemlich begrenzten Umfang geschehen.

Material und Methodik.

Das zur Bearbeitung verwandte Material wurde zum größten Teil von Herrn Prof. A. BRAUER auf seiner Reise nach den Seychellen gesammelt, anderes stammte von der Expedition von Prof. KÜKENTHAL und Dr. HARTMEYER. Auch das noch von Prof. GREEFF im hiesigen Institut befindliche, von ST. THOMÉ stammende Material, gelangte zur Verwendung bei der allgemeinen Betrachtung.

Zwei Formen von *Linckia* lagen mir vor: *Linckia multiforis* von Mozambique und *Linckia Guildingi* von Barbados. Von diesen beiden Formen, ich folge hierin MÜLLER und TROSCHEL (1842), ist die erste die größere. Die Armzahl wechselt zwischen vier und sechs. Die Arme sind cylindrisch, nach dem Ende zu verdünnt und neunmal so lang wie breit. Die Furchenpapillen stehen in zwei Reihen (Fig. 13), wobei die äußeren seltener auftreten als die inneren. Die Papillen der Innenreihe sind ein wenig kleiner, gleichförmig. Die Granulierung ist im allgemeinen gleichmäßig. Die ganze Armoberfläche ist in Parallelreihen kleiner buckliger Täfelchen eingeteilt, zwischen denen kleine Porenfelder liegen, die sechs bis zwölf Poren enthalten. Die Madreporenplatte ist in der Regel doppelt angelegt, doch kommen hier Ausnahmen vor. Die paarige Anlage des Afters wurde zuerst von Monks beobachtet.

Linckia Guildingi ist kleiner und dünner als die vorerwähnte Form. Die Arme sind cylindrisch, lang, dünn und fast gleich grob granuliert. Die Porenfelder liegen zerstreut mit drei oder vier Poren. Die äußeren und inneren Furchenpapillen sind in der Größe gleich und treten zum Unterschied von *Linckia multiforis* in mehreren, dichtaneinandergedrängten Reihen auf (Fig. 5, S. 129).

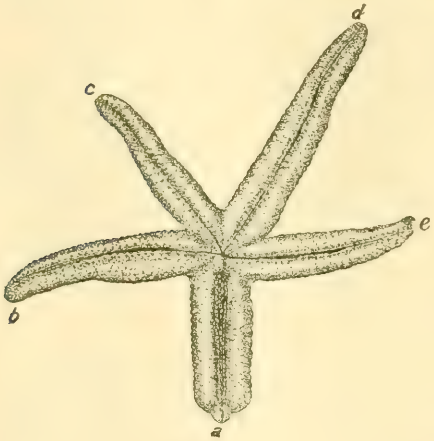


Fig. 1.

Vierarmiges Regenerat eines abgeworfenen Armes, der selber wieder einen Teil abgeschnürt hat. *a*, ursprünglicher Arm; *b*, *c*, *d*, *e*, regenerierte Arme.

Um einen Überblick über das Material zu gewinnen, gebe ich in folgendem Tabellen, zu deren Verständnis ich noch folgendes vorausschicken möchte. Tabelle 1 und 2 beziehen sich auf *Linckia multiforis*. In der ersten Tabelle werden die Exemplare mit ursprünglicher Scheibe und ursprünglichen Armen miteinander verglichen. Tabelle 2 enthält die »Kometenformen«, bei denen man zwei Regenerationen unterscheiden kann, denn es kommt vor, daß die von einem Arm neugebildeten Arme sich wieder abschnüren, wobei natürlich nicht ausgeschlossen ist, daß der ursprüngliche Arm selbst wieder einen Teil abschnürt. Einen solchen Fall stellt Fig. 1, dar. So erklären sich die beiden Rubriken erster und zweiter Regeneration, wobei die mit einem Sternchen versehenen Zahlen bedeuten, daß sich unter den regenerierten Armen der ursprüngliche befindet. Diese Tatsache, die von Haeckel vermutet wurde, findet hiermit ihre Bestätigung, im Gegensatz zu P. und F. Sarasin, die ein solches Verhalten nicht für möglich halten. In bezug auf die Afteranlage ist es nicht immer möglich, genaue Angaben zu machen, zumal die Konservierung eine starke Zusammenziehung bedingt und bei *Linckia multiforis* bei der Alkoholkonservierung jeder Farbenunterschied schwindet. Immerhin kann man in den meisten Fällen die Anzahl der After feststellen, wenn man ihre Lage zu den Madreporenplatten kennt. Die Behauptung von Monks, man könne die After nur am frischen Tier erkennen, trifft nicht zu, denn ich fand bei meinen makroskopischen Untersuchungen selbstständig die Paarigkeit der After bei *Linckia*. Tabelle 3 gibt einen Vergleich der Exemplare von *Linckia Guildingi*. Die Rubrik der zweiten Regeneration fällt fort, denn eine neue Teilung des ursprünglichen Armes war an dem mir vorliegenden Material nicht festzustellen. Die Afteranlage läßt sich bei dieser Form viel leichter erkennen als bei *Linckia multiforis*, denn die beiden Afteröffnungen liegen in einem hellen Felde, das sich deutlich von seiner Umgebung abhebt. In Tabelle 4 sind die »Kometenformen« von *Linckia Guildingi* zusammengefaßt.

Tabelle 1.

(*Linckia multiforis.*)

Armanzahl	regeneriert	Exemplare	After		Madreporenplatte			
			2	?	1	2	3	4
4	0	2	2	—	—	2	—	—
4	1	4	4	—	—	4	—	—
4	2	5	4	1	—	4	1	—
4	3	1	1	—	—	1	—	—
5	0	11	10	1	2	9	—	—
5	1	11	10	1	1	9	2	—
5	2	21	21	—	—	21	—	—
5	3	17	16	1	1	14	2	—
5	4	15	14	1	1	15	—	—
5	5	4	4	—	—	4	—	—
6	0	3	3	—	—	2	1	—
6	1	1	1	—	—	1	—	—
6	2	1	1	—	—	—	—	1
6	3	2	2	—	1	1	—	—
6	4	1	1	—	—	1	—	—
6	6	1	1	—	—	1	—	—

Tabelle 2.

(*Linckia multiforis.*)

Kometenformen.

Anzahl der reg. Arme	Anzahl der Arme mit 1. Regeneration	2. Regeneration									After		Madreporenplatten				
		1	1*	2	2*	3	3*	4	4*	5*	2	?	1	2	3	4	5
0	44	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	17	1	1	1	—	3	—	—	—	—	14	3	—	—	3	1	—
4	85	5	8	3	5	1	—	1	3	1	78	7	—	81	2	—	1
5	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1	—	—	—

Tabelle 3.

(*Linckia Guildingi.*)

Armanzahl	regeneriert	Exemplare	After		Madreporenplatte	
			2	?	2	3
4	0	1	—	1	1	—
5	0	7	7	—	7	—
5	1	8	7	1	8	—
5	2	5	3	2	5	—
5	3	5	5	—	5	—
6	0	9	8	1	9	—
6	1	8	8	—	7	1
6	2	4	4	—	4	—
6	3	7	6	1	7	—
6	4	3	2	1	3	—
7	2	2	2	—	2	—

Tabelle 4.

(*Linckia Guildingi.*)

Kometenformen.

Anzahl der reg. Arme	Exemplare	After		Madreporenplatten	
		2	?	1	2
0	4	—	—	—	—
4	15	15	—	1	14
5	10	9	1	—	10
6	1	1	—	—	1

Aus den Tabellen ergibt sich, daß die Kometenformen mit vier neugebildeten Armen bei weitem am häufigsten auftreten, natürlich zunächst nur im Hinblick auf das mir vorliegende Material. Interessant ist ferner, daß in fünf Fällen sämtliche Arme abgeworfen und neugebildet wurden, eine Tatsache, die von Haeckel schon vermutet wurde. Daß bei den Kometenformen der ursprüngliche Arm wieder einen Teil abzuschnüren vermag, wurde bereits oben erwähnt, nicht jedoch, daß selbst die neugebildeten Arme zu gleichem fähig sind. Ich konnte dieses Verhalten allerdings nur in wenigen Fällen beobachten, aber dann zeigte auch der ursprüngliche Arm Regenerationserscheinungen. Interessant ist auch der eine Fall, in welchem ein Arm vier neue regenerierte und dann alle fünf Arme wieder Teile von sich abschnürten und ihren Arm ergänzten. Alle diese Fälle sind ein Beweis für die außerordentliche Regenerationsfähigkeit, die durch die starke Vermehrung der Individuenzahl wesentlich zur Fortpflanzung beiträgt.

Bei der Mehrzahl der Individuen wurden zwei After beobachtet. Eine Mehrafterigkeit, wie sie Monks von *Phataria* (*Linckia*) *uni-*

fascialis beschreibt, konnte makroskopisch weder bei *Linckia multiforis* noch bei *Linckia Guildingi* festgestellt werden.

Was die Madreporenplatten anlangt, so ergibt sich auch hier zwei als die Normalzahl. Gefunden wurden bis zu fünf und zwar merkwürdigerweise an einem Exemplar, das aus einem normalen und vier neugebildeten Armen bestand (*Linckia multiforis*). v. MARTENS, der MÜLLER und TROSCHEL folgt, erklärt bei sechs Armen die Dreizahl der Madreporenplatten für normal. Unter meinem Material fand ich unter den sechsarmigen Individuen nur ein Exemplar mit drei Madreporenplatten und eins sogar mit nur einer einzigen. Bemerkenswert ist auch noch ein Fall, bei dem vier neue Arme vorhanden sind und auch vier Madreporenplatten. Fälle, wie v. MARTENS sie beobachtet hat, wo nämlich zwei und drei Madreporenplatten dicht aneinandergeschmiegt vorkommen, so daß sie eine zu sein schienen, fand ich in vier Fällen unter dem Material von *Linckia multiforis*. Auch in bezug auf die Lagerung der Madreporenplatten fand ich Abweichungen und zwar in vier Fällen. Einmal lagen beide Madreporenplatten in demselben Interbrachialraum, das andre Mal lagen beide dicht nebeneinander auf dem Scheitel eines Armes; im dritten Fall lag die eine genau auf einem Interradius, während die zweite auf dem Scheitel eines anstoßenden Armes lag. In einem vierten Fall endlich war die Lage ähnlich dem dritten, nur lag die zweite Madreporenplatte auf dem Scheitel des übernächsten Armes. v. MARTENS hält das Vorkommen mehrerer dicht aneinandergeschmiegter Madreporenplatten für einen stufenweisen Übergang zur Ausbildung einer einzigen, eine Ansicht, die ich nach dem mir zur Verfügung stehenden Material nicht teilen kann, da doch sonst die Anzahl der Übergangsformen größer sein müßte. Auf die Lage der Madreporenplatten in bezug auf den regenerierenden Arm komme ich weiter unten zu sprechen.

Aus der Tabelle von *Linckia Guildingi* ist wenig Bemerkenswertes zu entnehmen. Meist regeneriert ein abgelöster Arm vier neue, doch lag mir auch ein Fall vor, bei dem sechs neue Arme regeneriert wurden. Bei *Linckia Guildingi* ist das Regenerat deutlich von dem ursprünglichen Arm verschieden, und zeigt sich im konservierten Zustand als weißliche Anlage dem rötlichbraunen Arm aufsitzend. Die Afteranlage ist in der Regel paarig. Mehrafterigkeit konnte ich nicht beobachten. Die Anzahl der Madreporenplatten ist normalerweise zwei und nur in zwei Fällen fand ich Ausnahmen. Bei dem einen Exemplar, das aus einem normalen und vier regenerierten Armen bestand, fand ich nur eine Madreporenplatte, während das andre Individuum mit sechs

Armen, von denen einer regeneriert war, drei Madreporenplatten zur Ausbildung gebracht hatte.

Das Material war in Alkohol konserviert. Das Auflösen der Kalkkörperchen als Vorbereitung zum Schneiden, wurde mit Salpetersäure von 1—5% mit Trichloressigsäure und mit Salzsäure versucht. Das Auflösen des Kalkskelets durfte nur langsam geschehen, da sonst das Gewebe durch die herausdrängende Kohlensäure zu stark in Mitleidenschaft gezogen wurde, anderseits durften die Säuren nicht zu lange einwirken, um ein Macerieren zu verhindern. Am besten eignete sich zur Entkalkung salzsaurer Alkohol. Um eine möglichst gleichmäßige und intensive Entkalkung zu erzielen, wurde das zu schneidende Armende in einem Glasgefäß nahe der Flüssigkeitsoberfläche aufgehängt, damit das beim Entkalken entstehende Chlorcalcium zu Boden sinken konnte und nicht das Objekt umgab. Das Objekt ließ ich 4—5 Tage in der Flüssigkeit. Die Objekte wurden dann mit Hämatoxylin (Delafield) stark überfärbt, da beim Nachfärben mit van Giesonscher Lösung (Rezept nach Meyer und Lee) die in ihr enthaltene Pikrinsäure die Hämatoxylinfärbung wieder abschwächt. Das Färben in toto empfiehlt sich nicht, denn die Farbe verteilt sich zu ungleichmäßig und dann ist es auch sehr schwierig, genau abzuschätzen, wann die van Giesonsche Lösung lange genug eingewirkt hat. Was die Dicke meiner Schnitte anlangt, so schwankt diese sehr, da sie einmal von der Größe des Objekts abhängig war, außerdem aber noch von der Schnittrichtung, die ich teils quer, teils sagittal wählte. Die Dicke schwankt zwischen 5 und 15 μ, wobei die letzteren Schnitte nur Übersichtsbilder liefern konnten.

Um einen Beleg für die äußere Form der geschnittenen Objekte zu haben, wurde jeder Arm zweimal photographiert und zur Erzielung möglichst kontrastreicher Bilder wurden die Objekte mit Sammelspiegeln grell beleuchtet (bei künstlicher Lichtquelle) und mit einem über das Mikroskop gestülpten Balgauszug ohne Linse photographiert.

Die Ablösung des Arms.

Das erste Merkmal der beginnenden Teilung eines Seesterns besteht darin, daß sich, wie Monks beobachtete, auf dem Armrücken eine Einschnürung zeigt, die sich bald um den ganzen Arm herum verbreitet. Was die Ursache zu dieser Teilung ist, konnte nicht festgestellt werden, denn die Tiere können Kälte, Wärme, verdorbenes Wasser ertragen, ohne Arme abzuwerfen. Das Abtrennen der Arme geschieht immer in einem gewissen Abstand von der Scheibe und zwar liegt die Bruchstelle meist 6—12 mm von der Ecke zweier Strahlen entfernt.

Unter dem von mir beobachteten Material befand sich ein Exemplar (Fig. 2), welches beweist, daß ein Arm nicht nur in dem eben erwähnten Abstand sich abschnüren kann, sondern noch in einem weit größeren Abstand von der Scheibe. Das betreffende Exemplar hat fünf Arme, von denen vier Regenerationserscheinungen zeigen. Der eine der vier Arme (*a*) hat nun nicht nur einen Teil abgeworfen und einen neuen Arm angelegt, sondern eine deutliche Einkerbung zeigt (*a*), daß auch an dieser, den normalen Umständen entsprechenden Stelle eine Abschnürung vorbereitet war. Ob diese nun vor oder nach dem Abwerfen des Armes angelegt worden ist, kann nicht endgültig entschieden werden. Ich möchte annehmen, daß die Einschnürung vor dem mehr distal erfolgten Abschnüren des Armes eingetreten ist, zumal der Abstand der Einschnürungsstelle von der Scheibe demjenigen entspricht, in dem sich die drei andern Arme abgelöst haben. Leider war das Material nicht reich an Exemplaren, die den Seestern in demjenigen Stadium zeigen, wo er gerade im Begriff steht, einen Arm abzuschnüren, so daß es mir nicht möglich war an Schnitten nachzuweisen, welche Veränderungen an einer solchen Abtrennungsstelle das Abwerfen der Armes vorbereiten. Dieses Abwerfen der Arme ist kein eigentliches Abbrechen, sondern ein Auseinanderziehen.

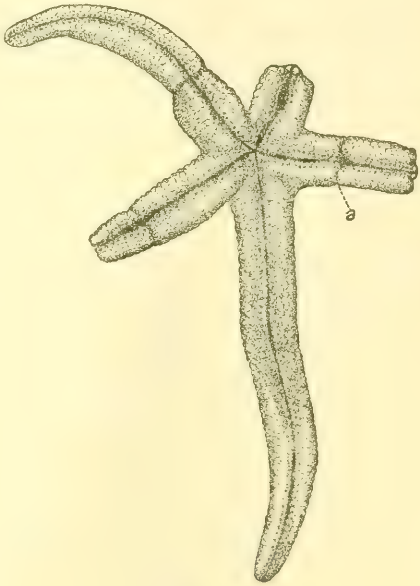


Fig. 2.

Fünfarmiger Seestern, von dem vier Arme Regenerationsmerkmale zeigen. Bei *a* starke Einschnürung, die auch auf die Dorsalseite übergreift.

Wie Monks beobachtete, schwankt die Dauer der Ablösung zwischen $^1/_2$ und 3—4 Stunden. Der Körper bleibt dabei in seiner Stellung, während der Arm sich fortbewegt, sich dreht und alle möglichen Bewegungen macht, um abzubrechen. Die Kalkkörnchen ziehen sich vor der Trennung auseinander, so daß die Armfläche ein netzförmiges Aussehen erhält. Nach der Abtrennung treten sie wieder zusammen. Der Arm wandert fort, ohne daß die Darmblindsäcke zunächst durchreißen. Oft werden diese lang ausgezogen (83 mm), ehe schließlich Zerreißen eintritt. Die Blinddärme werden teilweise eingezogen, teilweise fallen sie ab. Die Arme vermögen nach ihrer Ablösung länger als eine Woche selbständig zu leben, ohne Regenerationsversuche zu machen. Die beiden Trennungsflächen verhalten sich nun ganz verschieden, denn der an der Scheibe verbleibende Armstumpf bildet einen einzelnen Arm aus, der in jungem Stadium ein gleiches Bild darstellt wie in Fig. 1, bei *a*, während aus dem Abtrennungsende des abgeworfenen Armes in relativ kurzer Zeit meist vier neue Arme hervorsprossen. Das am Armstumpf entstehende Regenerat kann zwar die Länge der normalen Arme erreichen, bleibt aber an Dicke hinter den andern Armen zurück und dadurch immer als Regenerat erkennbar. An der Abschnürungsstelle tritt noch eine äußerlich wahrnehmbare Veränderung ein, denn die äußere Reihe der Furchenpapillen, die längs der Armrinne verlaufen, verschwindet an dieser Stelle, wie man es beispielsweise in Fig. 12 bei *b* sehen kann, ein Beweis dafür, daß im Innern Veränderungen vor sich gehen.

Die Erscheinung, daß ein Armstumpf mehrere Arme regeneriert, sodaß ähnlich wie an dem abgelösten Arm die Bildung eines neuen Seesterns eingeleitet wurde, muß wohl zu den Seltenheiten gerechnet werden. Ein solcher Fall wurde von P. und F. Sarasin beobachtet und auch abgebildet. In einem Fall scheint sogar ein neues Mundfeld angelegt zu sein. Auch Monks beobachtete einen solchen Fall bei *Phataria* (*Linckia*) *unifascialis*. Unter dem mir zur Verfügung stehenden Material war kein solcher Fall vorhanden.

Die äußeren Regenerationsvorgänge am abgeworfenen Arm.

Hat sich der Arm vom Muttertier abgetrennt, so wandert er fort. Über die nun beginnenden Regenerationsvorgänge berichtet Greeff in seinen Studien über *Linckia Guildingi* von St. Thomé: »Zunächst wächst die Rückenhaut des Armes über die Wundfläche, eine kleine rundliche, mit der Leibeshöhle kommunizierende Öffnung freilassend, die nun zur Mundöffnung wird. Dann erhebt sich die wulstförmig hervorwuchernde Haut an der Basis des Armes in meist vier, seltener mehr Falten, die neuen Arme des Sternes, die nun in fortschreitender Entwicklung mitsamt der Scheibe herauswachsen.«

Kowalevsky sagt über diese ersten Vorgänge: »Beim abgetrennten

Arm verdickt sich der centrale Stumpf, aus dem schließlich vier neue Arme hervorsprossen, anfangs als kleine Papillen, die bei wenigen zu vollständigen Armen auswachsen.«

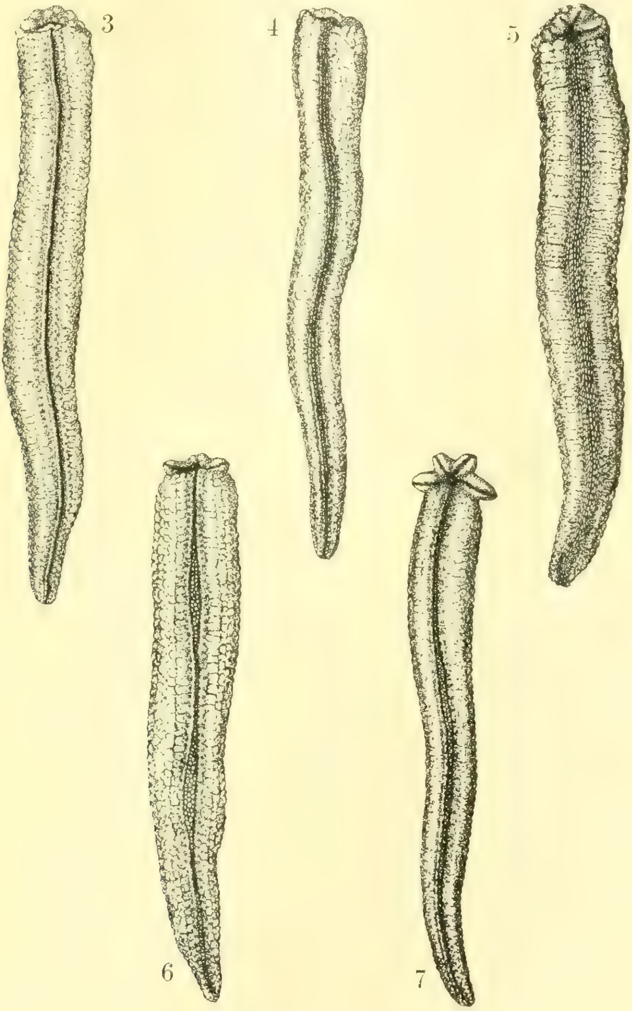


Fig. 3—7.
Abgeworfene Arme mit Regenerationsanlagen in verschiedenen Entwicklungsstadien. 3, 4, 6 und 7 sind Exemplare von *Linckia multiforis*, 5 ein solches von *Linckia Guildingi*.

Haeckel sagt über die ersten Merkmale einer Regeneration: »Bei den jüngsten Exemplaren besteht keine eigentliche Scheibe, die neugebildeten Arme entsprossen direkt aus der Wundfläche des Armes.

Die Mundöffnung wird zunächst nur durch das offene centrale Ende des Specialdarms des regenerierenden Armes gebildet. Eine Madreporenplatte fehlt ganz.«

Kellogg erwähnt die Jugendstadien nur ganz kurz mit den Worten:

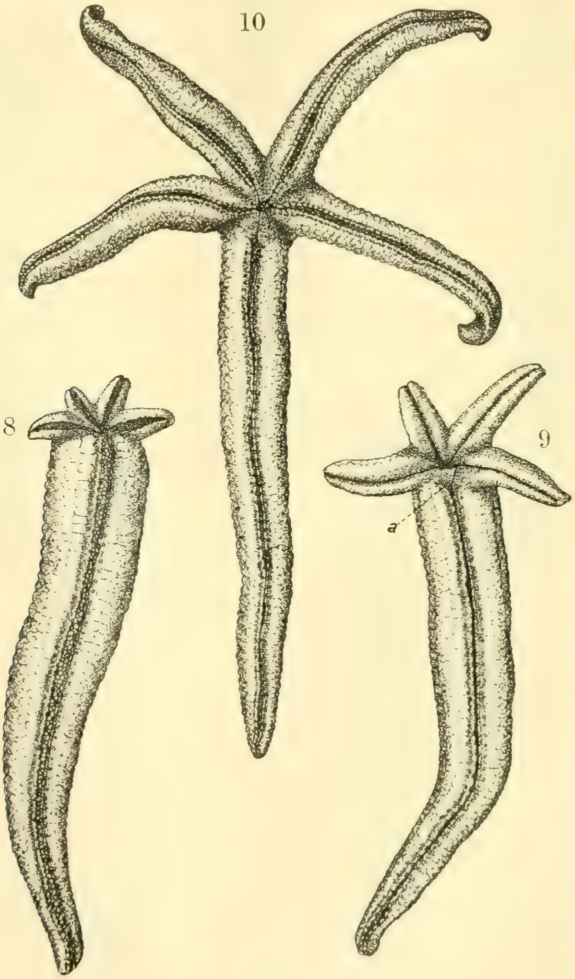


Fig. 8—10.

Ältere Regenerationsstadien von abgeworfenen Armen. Fig. 9. *a*, Divergenz der Furchenpapillenreihe.

“the cut end has ’calloused‘ over, apparently by the inbending of the edges of the body wall, but in the center is left a small opening (serving as mouth?). No protuberance indicating a new disc or arms has yet appeared.”

Diese Mitteilungen sollen nun ergänzt werden durch die Beschreibung einer Entwicklungsreihe, wie sie sich aus dem mir vorliegenden Material zusammenstellen ließ. In den Fig. 3—10 ist eine solche Reihe in Übersichtsbildern wiedergegeben, um vor allem das Verhältnis des Regenerats zum ursprünglichen Arm zu zeigen. Die Fig. 11—21 zeigen ähnliche Stadien auf, aber bei starker Vergrößerung, um die Einzelheiten der Regenerationsanlagen besser erkennen zu können.

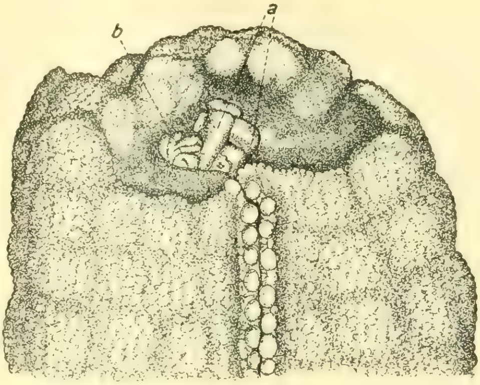


Fig. 11.

Proximales Armende eines frischabgeworfenen Armes. Die muldenförmige Abtrennungsfläche zeigt noch keine Körnelung. Aus der Armrinne ragen zwei Füßchen (*a*) und Teile eines Darmblindsacks (*b*) hervor.

Betrachtet man einen frisch abgeworfenen Arm, so erscheint das proximale Ende muldenförmig vertieft, indem die Armränder nach innen zu eingebogen sind. Am Grunde der muldenförmigen Vertiefung ragen Füßchen und Teile des Darmes hervor. Fig. 11. Von einem Wundgewebe ist äußerlich nichts wahrnehmbar. Im weiteren Verlauf zieht sich die Mulde nach ihrem tiefsten Punkt immer mehr zusammen (Fig. 12) und einige Körnchen rücken auch wohl über den Rand auf die Innenseite der Mulde, auf deren Grunde man meist noch Füßchen hervorragen sieht (Fig. 13). Bei weiterem Wachstum nimmt das Armende eine kuppelähnliche Gestalt an, doch erkennt man noch nichts von

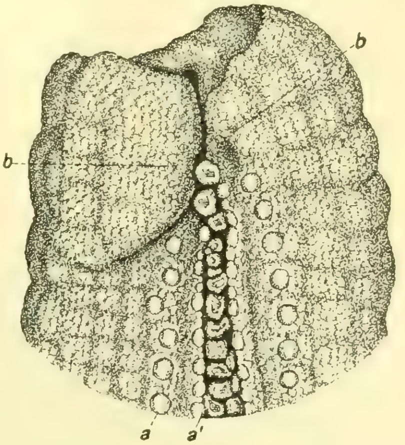


Fig. 12.

Proximales Ende eines abgeworfenen Arms. Die Abtrennungsfläche ist muldenförmig vertieft. Der linke Armrand nach innen eingebogen. An beiden Armrändern hören die äußeren Furchenpapillen vor Erreichung des Armendes auf. Die Einkerbung des linken Armrandes läßt auf eine neue Einschnürung schließen *a*, äußere, *a′* innere Furchenpapillenreihe. Exemplar 4 S. 138.

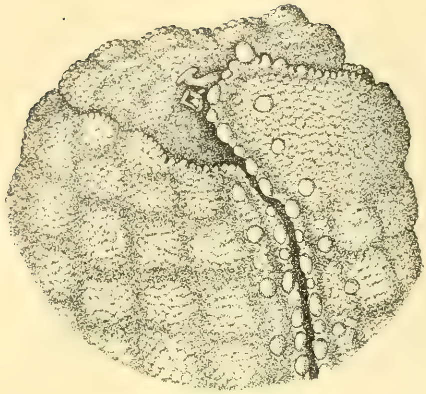


Fig. 13.

Proximales Armende eines abgeworfenen Armes. Der rechte Armrinnenrand ist stark verbreitert und überdeckt zum Teil die Abtrennungsfläche. Aus der Armrinnenöffnung ragen einige Füßchen hervor. Exemplar 1 S. 138.

einer beginnenden Regenerationsanlage. Bei der Bildung der vorerwähnten kuppelförmigen Abrundung scheint das ganze proximale Armende beteiligt zu sein, denn man findet öfter auf dem oberen Teil der Armenden die Papulae, jene in Gruppen vereinigten Atmungsorgane, angeordnet, die im normalen Fall auf den Dorsal- und Lateralseiten des Armes liegen. Das in Fig. 14, abgebildete Exemplar zeigte die eben geschilderten Verhältnisse.

Auf den weiteren Entwicklungsstadien zeigt sich nun schon die erste Anlage des Regenerats und zwar darin, daß sich am proximalen Armende und zwar über der Armrinne ein kleiner Buckel emporwölbt (Fig. 13), der zunächst noch keine Differenzierungen erkennen läßt. Dieser kann sich nun verschieden verhalten, denn während er sich im einen Fall dachförmig über die Armrinne wölbt (Fig. 4 und Fig. 15), nimmt er im andern Falle keine besondere Stellung zu ihm ein. Was nun die Weiterentwicklung anlangt, so ist sie in ihren äußerlichen Erscheinungen verschieden, je nachdem der Arm drei oder vier neue Arme regeneriert.

Bei den meisten der mir zur Verfügung stehenden Exemplare kamen vier neue Arme zur Ausbildung. In bezug auf den Unterschied in der Ausbildung der Arme glaube ich annehmen zu dürfen, daß sie mehr oder minder gleichzeitig entstehen, wenn auch das äußere

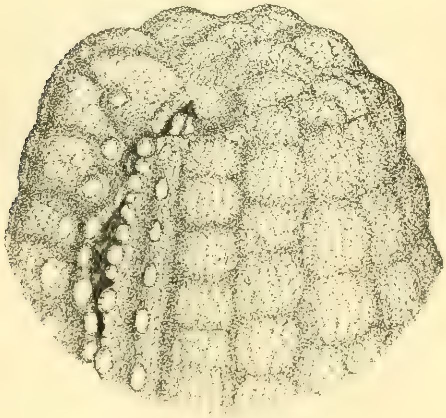


Fig. 14.

Proximales Armende eines abgeworfenen Armes, der sich schon abgerundet hat, sonst aber noch keine Regenerationsmerkmale erkennen läßt. Exemplar 7 S. 139.

Auftreten in manchen Fällen dagegen zu sprechen scheint. An mehreren Exemplaren, die auf dem Entwicklungsstadium stehen, daß sich am Ende der Armrinne ein Buckel hochwölbt, zeigt sich in der Haut eine schlitzförmige Öffnung, hervorgerufen durch Auseinandertreten der Kalkkörperchen der Hautoberfläche, die nahezu senkrecht auf der Armrinne steht (Fig. 15). Wie ich an meinen Schnitten nachweisen konnte, wird der Arm immer zuerst angelegt und erst dann zerteilt sich die darüber liegende Haut mit den Kalkkörperchen. Die Emporwölbung differenziert sich immer mehr, indem sie eine mehr oder minder deutliche Einteilung in drei oder vier Buckel zeigt, die ebenfalls kuppelförmig sind und die Spitzen der neu entstehenden Arme darstellen (Fig. 4). Solange die Arme noch nicht scharf gegeneinander abgesetzt sind, sitzen sie wie ein kleiner Fächer über der Armrinne und nehmen einen nur sehr beschränkten Raum des Armendes ein (Fig. 5 und 6, Fig. 16, Fig. 17, Fig. 18, Fig. 19).

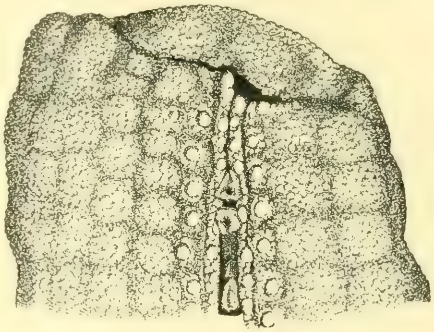


Fig. 15.

Proximales Armende eines abgeworfenen Armes. Die Armrinnenränder verschwinden unter einer wulstförmigen Emporwölbung, die zwei kleine Buckel zeigt und zu beiden Seiten eingekerbt ist. Expl. 11 S. 139.

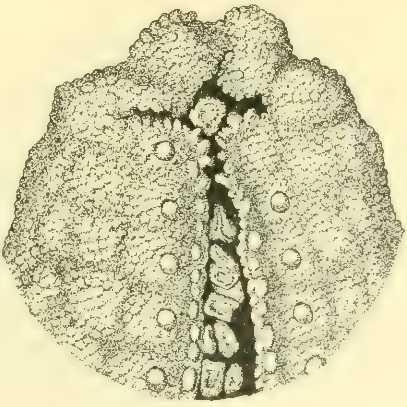


Fig. 16.

Proximales Armende eines abgeworfenen Arms mit einem deutlichen Regenerat. Die vier Buckel der neuen Armanlage sind genau zu erkennen, zumal zu einigen derselben Einkerbungen der Haut führen.

Bei vier neuen Armen steht der ursprüngliche Arm senkrecht auf der Achse der beiden neugebildeten Seitenarme (Fig. 8). Diese, wie auch die beiden mittleren gleichen einander meist in ihrer Größenentwicklung (Fig. 5 und 6). Nach Bildung der Scheide wird der rechte Winkel kleiner (Fig. 9). Das proximale Armende des ursprünglichen Armes geht nicht in einer geraden Linie in die neue Armanlage

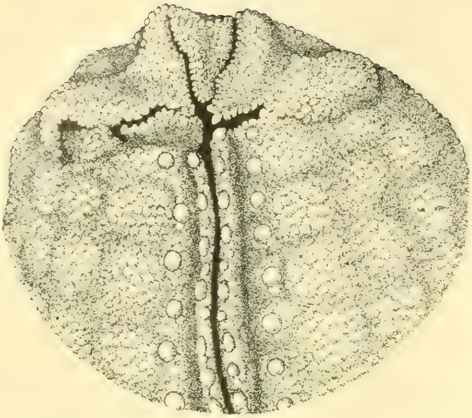


Fig. 17.

Proximales Armende eines abgeworfenen Arms mit vierarmigem Regenerat. Bei dreien ist die Armrinne vollkommen entwickelt, wenn auch teilweise noch von Kalkkörperchen überbrückt, die vierte ist nur durch eine Einkerbung angedeutet. Expl. 16 S. 140.

über, sondern bildet eine Einkerbung, die mehr oder minder scharf hervortreten kann (Fig. 20). Letzteres bezieht sich nur auf Stadien, bei denen die Armanlage noch wenig differenziert ist, später gleicht sich dieser starke Gegensatz von Regenerat und dem ursprünglichen Arm immer mehr aus, bis schließlich der Rücken des normalen Arms glatt in die neugebildete Scheibe übergeht.

Was nun das Auftreten des Mundes betrifft, so ist seine Bildung äußerlich schwer festzustellen, wenn das Tier nicht gerade beim Abtöten die Mundfalten hervortreten läßt. Das früheste Stadium, bei dem ich äußerlich eine Mundbildung konstatieren konnte, zeigte ein Individuum, bei dem vier neue Arme angelegt waren, die nur schwach gegeneinander abgesetzt erschienen und von denen die beiden Seitenarme ohne ausgesprochene Trennung in den ursprünglichen Arm übergingen. Auf welchem Stadium man überhaupt die erste Anlage des Mundes findet, wird bei der Besprechung der Schnitte näher erörtert werden.

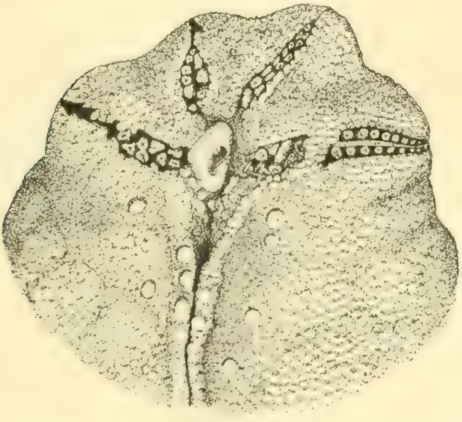


Fig. 18.

Proximales Armende eines abgeworfenen Arms mit vierarmigem Regenerat. Die Armrinne des rechten Seitenarms ist noch von einer Kalkkörperschicht überbrückt. Expl. 14 S. 140.

Ebenso schwierig wie beim Mund ist es, den Zeitpunkt festzustellen, auf dem es zur Ausbildung der beiden Afteröffnungen kommt. In den Fällen, wo sich die After zuerst makroskopisch nachweisen ließen, handelte es sich um Exemplare, bei denen die neue Armanlage schon deutlich differenziert war und die einzelnen Arme schon scharf gegeneinander abgesetzt waren. Die Afteranlagen liegen immer auf den dem regenerierenden Arm anliegenden Interradien in der Nähe des Scheibenmittelpunktes.

Das Auffinden der Madreporenplatten ist nicht so schwierig, wie bei den eben erwähnten beiden Fällen, denn sie liegen immer in der zwischen Regenerat und dem abgerundeten Armende gebildeten Einknickung, was eine starke Entwicklung des Regenerats zur Voraussetzung hat. Über die erste Anlage müssen die Schnitte Aufklärung geben.

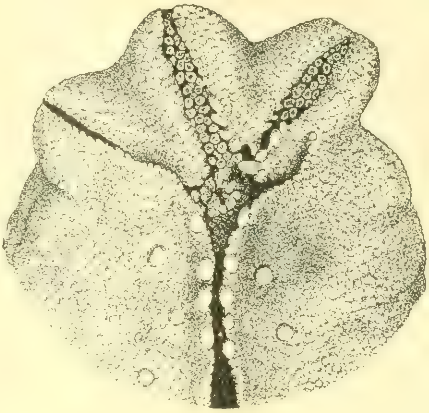


Fig. 19.

Proximales Ende eines abgeworfenen Armes mit vierarmiger Regenerationsanlage. Der rechte Seitenarm ist nur durch eine Einkerbung angedeutet. Die Arme sind noch nicht scharf gegeneinander abgesetzt. Expl. 15 S. 140.

Es bleibt nun noch zu betrachten, wie sich die ursprüngliche

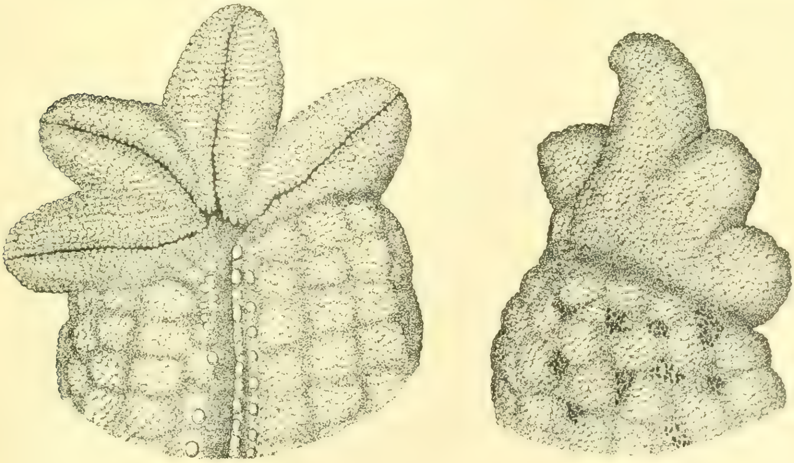


Fig. 20. Fig. 21.

Proximales Armende eines abgeworfenen Arms in der Ventral- und Lateralansicht. Die vier Arme sind deutlich von einander getrennt, doch bilden sie eine zusammenhängende Regenerationsanlage, die, durch eine Einkerbung getrennt, dem Arme aufsitzt. Expl. 20 S. 141.

Armrinne und die der neugebildeten Arme verhalten. Wie schon erwähnt wurde, verschwinden bei der beginnenden Abschnürung eines Armes die so typischen äußeren Furchenpapillen (Fig. 12). Diese Papillenreihen fehlen an dem Regenerat zunächst vollkommen. Die Armhaut zwischen den einzelnen Armrinnen zeigt eine gleichmäßige Struktur, nur an den Stellen der Scheibe, wo zwei Armrinnenränder zusammentreffen, tritt eine Differenzierung ein. Hier treten nämlich häufig einige größere Kalkkörperchen auf, die sich strahlenförmig anordnen und eine fächerförmige Abrundung der sonst spitzen Ecke bewirken (Fig. 17). Die Armrinnenränder des ursprünglichen Arms sind in den wenigsten Fällen gleichlang, vielmehr überwiegt immer einer derselben. Dieser kann sich stark verbreitern und einen Teil der Armrinnenöffnung überdecken (Fig. 13), während sich der andre zur Armrinne hin einbiegt (Fig. 12 und Fig. 21). Bei einigen wenigen Exemplaren zeigte sich etwas unterhalb des proximalen Armendes eine Einkerbung, was wohl wieder als eine versuchte Abschnürung gedeutet werden kann (Fig. 12).

Die Feststellung der Ergänzung, in bezug auf die Ausdehnung, ist am konservierten Material nicht immer leicht, doch meist erkennt man die Grenze zwischen dem ursprünglichen Körper und Regenerat daran, wie v. Martens von den Seesternen im allgemeinen sagt, daß an letzterem Stacheln und gekörnte Platten kleiner sind, als an dem erhalten gebliebenen. Man kann also feststellen, ob bei einem Seestern die Scheibe und ein Arm erhalten blieben und vier neue ergänzt wurden oder ob aus einem Arm die ganze Scheibe und die neuen Arme hervorgesproßt sind. Bezieht sich das eben Gesagte lediglich auf die Verhältnisse am ursprünglichen Tier, so möchte ich nun darauf hinweisen, welche Merkmale ein Regenerat, z. B. bei einer Kometenform als solches erkennen lassen. Der ursprüngliche Arm fällt immer durch seinen größeren Umfang auf, in welchem er nie von den Armen des Regenerats erreicht wird (Fig. 9 und Fig. 10). Zweitens zeigen die äußeren Furchenpapillenreihen am proximalen Armende eine starke Divergenz (Fig. 9 bei *a*) und setzen sich nicht wie beim normalen Arm bis zur Scheibenmitte fort. Endlich ermöglicht die konstante Lage der Madreporenplatten immer die Bestimmung des regenerierenden Arms, denn sie liegen stets auf den dem ursprünglichen Arm zunächstliegenden Interradien zugleich mit den Aftern.

Über die Regenerationsgeschwindigkeit liegen nur vereinzelte Beobachtungen vor. Über *Asterias rubens* finden wir bei John Dalyell zwei Angaben. Er fand einen Arm ohne jegliche Regenerationserscheinungen. 5 Tage später wurden die Rudimente von vier neuen Armen sichtbar als vier papillenförmige Hervorragungen, die 1 Tag später schon einen Zoll über das breite Armende hervorragten. Einen Tag später hatte einer der Arme fast die doppelte Größe erreicht, während die andern nur wenig gewachsen waren, aber eine kleine Öffnung, der Mund, wurde in der Mitte gebildet. In einem weiteren Fall regenerierte ein einzelner Arm vier neue. 16 Tage nachdem das Tier begonnen hatte zu fressen, warf es den ursprünglichen Arm ab unter Zurücklassung der Scheibe mit den vier neugebildeten Armen. 10 Tage nach diesem Vorgang war das Tier wieder ganz munter. Ein Ersatz des fünften Armes trat nicht ein.

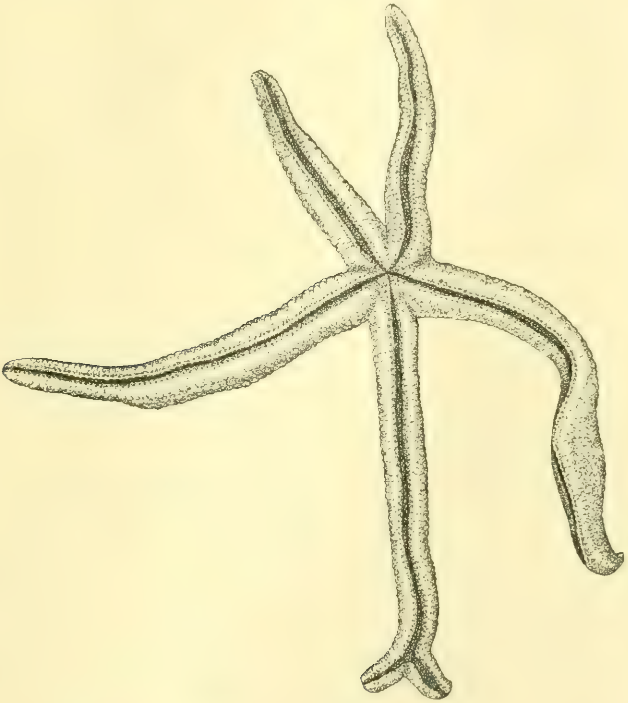


Fig. 22.

Fünfarmiges Exemplar von *Linckia multiforis*, dessen einer Arm dichotomisch verzweigt ist.

Monks fand für *Phataria* (*Linckia*) *unifascialis* eine Zeit von 6 Monaten bis sich ein Arm zu einem vollkommenen Tier ergänzt hatte. Das Abwerfen eines Armes nimmt $^{1}/_{2}$—3 bzw. 4 Stunden in Anspruch.

Besondere Abweichungen, wie sie P. und F. Sarasin fanden, konnte ich bei dem mir zur Verfügung stehenden Material von *Linckia* nicht beobachten. Nur ein einziges Individuum zeigte bei sonst normalen Armen an einem Armende eine dichotomische Verzweigung (Fig. 22).

Beschreibung der für das Studium der inneren Regenerationsverhältnisse verwendeten Objekte.

Zur besseren Orientierung sei zunächst eine kürzere Beschreibung der einzelnen in Schnittserien zerlegten Objekte vorausgeschickt.

Die zu untersuchenden Exemplare wurden je nach dem Stadium der Regenerationsanlage geordnet und mit laufenden Zahlen versehen.

1) Der Arm zeigt keine äußerlich wahrnehmbare Regenerationsanlage. Die Armfurche ist geschlossen, an ihrem oberen Armende jedoch ragen zwei Füßchen hervor. Die Länge der Armfurchenränder ist sehr verschieden. Während der linke Rand mit einer horizontalen Einsenkung abschließt, hat sich der rechte etwas verbreitert und wölbt sich seitwärts über den oberen Teil der Armfurche. Im übrigen ist das Armende abgerundet. Der Arm wurde quer geschnitten. Darmbildung, sowie Mund- und Afteröffnungen, Madreporenplatten und Steinkanäle fehlen (Fig. 13, S. 132).

2) Der Arm besitzt keine Regenerationsanlage. Die Abtrennungsfläche ist geschlossen und die Armfurche ist überwölbt. Am Grunde der Armrinne sieht man einige Füßchen hervorragen. Das Ende des rechten Armfurchenrandes ist stark verbreitert. Der Arm wurde quer geschnitten. Der Darm beginnt in einem Zipfel der Leibeshöhle, der nach dem Armrücken hinliegt. Mund und After, sowie Madreporenplatten und Steinkanäle fehlen.

3) Der Arm wies äußerlich keine Regenerationsmerkmale auf. Die Abtrennungsfläche ist geschlossen. Am Grunde derselben ragen aus der Armrinne noch einige Füßchen hervor. Die Armrinnenränder treten im oberen Teile des Armes eng aneinander und teilweise überdeckt der linke den rechten. Der linke Armrinnenrand hat keine regelmäßigen Furchenpapillen. Der Arm wurde quer geschnitten. Die Leibeshöhle endet mit drei Zipfeln im Bindegewebe, von denen einer kurz vor seinem Ende durch einen engen Kanal mit der Außenwelt in Verbindung steht. Mund und Afteranlage, sowie Madreporenplatten und Steinkanäle fehlen.

4) Der Arm läßt äußerlich keine Regenerationsanlage erkennen. Die Abtrennungsfläche ist zwar geschlossen, zeigt aber keinen normalen und gleichmäßigen Verschluß. Die typischen Reihen der Furchenpapillen setzen sich nicht wie im normalen Fall bis zum proximalen Ende hin fort, sondern hören auf beiden Seiten der Armrinne, etwa 3 mm vom oberen Ende entfernt, an einer Stelle auf, wo der linke Armrinnenrand eine tiefe Einsenkung zeigt. Das momentane Aufhören der Knöpfchenreihe an dieser Stelle läßt darauf schließen, daß hier ebenfalls eine Einschnürung in die Wege geleitet war. Auch an einigen andern Exemplaren konnte ich dieses Verhalten konstatieren. Der über der Einkerbung liegende linke Seitenrand der Armrinne ist stark nach innen eingebogen, so daß man von oben den linken Seitenrand nicht sehen kann. Eine Darmanlage, sowie das Vorhandensein von Mund, Aftern, Madreporenplatten und Steinkanälen war nicht zu erkennen. Der Arm wurde quer geschnitten (Fig. 12, S. 131).

5) Der Arm zeigte keine äußerlich erkennbare Regenerationsanlage. Die Abtrennungsfläche ist geschlossen und vertieft sich nach dem Ende der Armfurche hin. Die Armrinnenränder sind dicht aneinander gepreßt. Der Arm wurde quer geschnitten, wobei nur die Anlage des Darmes konstatiert werden konnte.

6) Die Regenerationsanlage ist bei diesem Exemplar nur wenig entwickelt. Die Abtrennungsfläche ist an der rechten Seite etwas emporgewölbt, während der linke Seitenrand zur Armrinne hin etwas eingezogen erscheint. Die Länge der Armrinnenränder ist verschieden, und zwar ist der rechte bei weitem länger und bei ihm reichen die Furchenpapillen bis zu seinem oberen Ende. Beim linken dagegen hören sie auf und zwar an der Stelle, wo der Armrinnenrand nach dem Innern der Armfurche eingesenkt erscheint. Von einer Armanlage ist nichts zu erkennen. Der Arm wurde in sagittaler Richtung geschnitten. Im Schnitt erkennt man zwei Seitenarmanlagen. Mund, Madreporenplatten und Steinkanäle sind entwickelt, während eine Afteranlage fehlt.

7) Eine Regenerationsanlage ist an diesem Exemplar nicht zu erkennen. Die Abtrennungsfläche ist abgerundet. Die Ränder der Armfurche sind eng aneinander gepreßt. Auf dem proximalen Ende treten viele Papulae auf. Der Arm wurde quer geschnitten. Der Darm ist vorhanden. After, Mund, Madreporenplatten und Steinkanäle fehlen (Fig. 14, S. 132).

8) Eine Regenerationsanlage fehlt bei diesem Exemplar. Der Arm ist abgerundet und mit körneliger Haut bedeckt. Das Ende der Armrinne ist nur an einer kleinen Öffnung kenntlich. Die Armrinnenränder verlaufen normal und haben gleiche Länge. Der Arm wurde quer geschnitten, wobei sich herausstellte, daß zwei Seitenarme angelegt waren. Mundöffnung, Madreporenplatten und Steinkanäle sind vorhanden. Die Afteranlage fehlt.

9) Der Arm läßt nur ganz schwach eine Regenerationsanlage erkennen. Von der Abtrennungsfläche ist nichts mehr zu erkennen. Das proximale Armende ist mit körneliger Haut überzogen und nur über der Armrinne erkennt man eine schwach angedeutete Wölbung, die aber noch keine Differenzierung in einzelne Buckel erkennen läßt. Die Furchenpapillen reichen bis dicht unter die Emporwölbung. Der Arm wurde in sagittaler Richtung geschnitten. Mund, Madreporenplatten, Steinkanäle und After fehlen.

10) Der Arm zeigt eine Regenerationsanlage, die Arme sind jedoch nicht ausgebildet. Man erkennt eine wulstförmige Emporwölbung, die sich aber nur wenig über das Armende erhebt. Die Armrinnenränder verschwinden unter der Emporwölbung. Der Arm wurde in sagittaler Richtung geschnitten. Nur der Mund ist angelegt. Madreporenplatten, Steinkanäle und After fehlen.

11) Der Arm läßt eine nur wenig angedeutete Regenerationsanlage erkennen. Von der Ventralseite gesehen erscheint das Armende links erhöht. Die Furchenpapillen rücken nach dem Armende hin eng zusammen und verschwinden unter dem eng vorgewölbten Teil des Armendes. Auf der Emporwölbung lassen sich drei größere Buckel erkennen, womit die Anlage der neuen Arme angedeutet ist. Der Arm wurde quer geschnitten. Der Mund ist gut entwickelt, ebenso Madreporenplatten und Steinkanäle. Die Afteranlage fehlt (Fig. 15, S. 133).

12) Der Arm zeigt eine wenn auch nur sehr geringe Regenerationsanlage. Über der Armrinne erhebt sich ein Wulst mit zwei deutlichen Einkerbungen rechts und links. Unterhalb der rechten Einbuchtung zeigt sich in der körneligen Haut ein deutlicher Einschnitt, der sicher eine Armanlage darstellt. Die Arm-

rinnenränder des ursprünglichen Armes verlaufen nach dem Innern der Wölbung, wobei der linke den rechten an Länge übertrifft. Der Arm wurde quer geschnitten. Die Mundöffnung ist vorhanden, ebenso die rechte Steinkanalanlage. Die Afteröffnungen sind aus den Schnitten nicht einwandfrei ersichtlich, doch scheint der rechte After angelegt zu sein.

13) Bei diesem Arm sind vier neue Arme ausgebildet. Sie sind deutlich zu erkennen, aber noch nicht scharf gegeneinander abgesetzt. Der linke Seitenarm zeigt eine deutliche Ausbildung der Armrinne, während dies bei den andern nicht der Fall ist. Der rechte Seitenarm ist nur durch eine kleine Einkerbung in der Haut zu erkennen. Die Regenerationsanlage als Ganzes erhebt sich auf dem proximalen Armende, aber nur in ganz geringem Maße. Die Reihen der Furchenpapillen hören plötzlich auf, während die Armrinnenränder nach innen zu eingebogen sind. Der Arm wurde quer geschnitten. Es ergab sich dabei, daß die Armrinne des rechten Armes schon vollkommen angelegt ist, was von außen nicht ohne weiteres zu erkennen war. Die Armrinne erscheint deutlich von einer Anzahl zusammenhängender Kalkkörperchen überbrückt. Mund, After, Madreporenplatten und Steinkanäle sind deutlich angelegt.

14) Die Regenerationsanlage zeigt vier neugebildete Arme. Sie sind deutlich zu erkennen, bilden aber noch ein zusammenhängendes Ganze. Zum Scheibenmittelpunkt treten sie nicht eng aneinander heran, so daß ein ziemlich großes Feld frei bleibt, in dem man die Falten des hervorgestülpten Mundes erkennen kann. Der rechte Seitenarm zeigt auch hier wieder die Eigentümlichkeit, daß die weitklaffende Armrinne von mehreren fest zusammenhängenden Kalkkörperchen überbrückt wird. Der Arm wurde quer geschnitten. Mund, After, Madreporenplatten und Steinkanäle sind vorhanden (Fig. 18, S. 134).

15) Das Regenerat besteht bei diesem Arm aus vier neugebildeten Armen, die deutlich zu erkennen sind, aber noch ein zusammenhängendes Ganze bilden. Bei dreien ist die Armrinne vollkommen entwickelt, während der vierte, rechts unten, äußerlich nur durch eine Einkerbung angedeutet ist. Im ventralen Scheibenmittelpunkt erkennt man die Falten des Mundes. Der Arm wurde quer geschnitten. Mund, After, Madreporenplatten und Steinkanäle sind entwickelt und zwar, abweichend von der Regel, die letzteren zwei in der Vierzahl (Fig. 19, S. 135).

16) Der Arm hat vier neue regeneriert. Drei davon zeigen deutlich die Ausbildung der Armrinne, der vierte dagegen, rechts unten, ist nur durch eine Einkerbung erkennbar. Die einzelnen Arme sind nicht scharf gegeneinander abgesetzt und bilden ein zusammenhängendes Ganze, das sich scharf von dem ursprünglichen Arm abhebt. Der Arm wurde in sagittaler Richtung geschnitten. Der Mund ist angelegt, dagegen fehlt die Afteranlage. Die Madreporenplatten sind in den Schnitten nicht zu erkennen, dagegen ergab sich das Vorhandensein einer Steinkanalanlage (Fig. 17, S. 134).

17) Bei diesem Arm sind nur drei neue Arme angelegt worden, wobei die Achse des Mittelarmes mit derjenigen des ursprünglichen Armes zusammenfällt. Die Arme sind nicht scharf gegeneinander abgesetzt. Die Regenerationsanlage sitzt steil dem oberen Armende auf. Der Arm wurde quer geschnitten. Der Mund, sowie Madreporenplatten und Steinkanäle sind angelegt und zwar die Madreporenplatten in dem Winkel, die das Regenerat mit dem ursprünglichen Arm bildet. Die Afteranlage ist vorhanden.

18) Die vier neugebildeten Arme bilden eine zusammenhängende Regene-

rationsanlage. Bei dem rechten Seitenarm ist die Armrinne teilweise von den Kalkkörperchen überbrückt. Die Armrinnenränder des ursprünglichen Armes zeigen ein verschiedenes Verhalten, indem am rechten die äußere Furchenpapillenreihe plötzlich aufhört, während sie beim linken fortgesetzt wird. Der rechte Armrinnenrand senkt sich tief nach dem Arminnern zu ein und wird teilweise von dem linken überdeckt. Im Scheibenmittelpunkt tritt der Mund hervor. Der Arm wurde quer geschnitten. Mund, Madreporenplatten und Steinkanäle sind angelegt. Von den Aftern ist nur der rechte vollkommen entwickelt.

19) Der Arm zeigt eine deutliche Regenerationsanlage. Drei der Arme sind scharf gegeneinander abgesetzt, der vierte, rechts unten, ist durch eine scharfe Einkerbung kenntlich. Im Scheibenmittelpunkt zeigen sich Mundfalten. Der Arm wurde sagittal geschnitten. Mund, After, Madreporenplatten und Steinkanäle sind vorhanden.

20) Die Regenerationsanlage besteht aus vier Armen, die scharf gegeneinander abgesetzt sind. Die Armrinnenränder des ursprünglichen Armes verhalten sich verschieden, denn während der rechte normal verläuft, ist der linke stark eingerollt, so daß man die innere Furchenpapillenreihe nicht sehen kann. Der Arm wurde sagittal geschnitten. Mund, After, Madreporenplatten und Steinkanäle sind angelegt (Fig. 20 und 21, S. 135).

21) Der Arm hat vier neue regeneriert. Die Regenerationsanlage ragt stark über das Armende heraus. Im Scheibenmittelpunkt sieht man die Mundfalten. Die Armrinnenränder endigen gleichmäßig. Der Arm wurde quer geschnitten. Mund, After, Madreporenplatten und Steinkanäle sind entwickelt.

22) Der Arm zeigt ein sehr regelmäßiges vierarmiges Regenerat, dessen Arme scharf voneinander getrennt sind. Die Mundfalten sind sichtbar. Der Arm wurde quer geschnitten. Mund, After, Madreporenplatten und Steinkanäle sind entwickelt.

Regenerationserscheinungen an einzelnen Organsystemen.

Das Hautskelet.

Die Skeletgebilde des Körperwand sind Verkalkungen der Lederhaut, in deren Substanz sie eingebettet liegen, so daß sie nach der Außenseite hin von einer dünnen, unverkalkt gebliebenen Schicht der Lederhaut und von der Epidermis überkleidet sind. Bei der Betrachtung eines Armquerschnittes fällt sofort die Sonderung in zwei ganz verschiedene Schichten auf, einmal die tiefer gelegenen, meist größeren Skeletstücke (*ski*), die das eigentliche Gerüst der Körperwand darstellen und die an der Außenseite des Arms gelegenen, gewöhnlich kleineren Skeletstücke (*sk*), die den tiefer befindlichen Stücken aufsitzen und die Form kleiner Körnchen haben. Bei *Linckia* treffen wir auch noch in den äußeren Ambulacralanhängen auf Skeletstücke und zwar finden sie sich in der Endscheibe der Füßchen. Die Struktur der Kalkskeletstücke ist maschenförmig und in den Maschen liegen die unverkalkt bindegewebigen Bildungszellen des Kalkgewebes. Die Skeletstücke sind verschieden weitmaschig und infolgedessen verschieden widerstandsfähig. Die inneren Skeletstücke (*ski*) zeigen ein lockeres Maschengewebe, die äußeren, welche stärker in Anspruch genommen werden, ein enges Netzwerk. Während die inneren Skeletstücke teils durch unverkalktes Cutisgewebe, teils durch Muskeln zu einem mehr oder minder beweglichen Gerüst verbunden sind, besitzen die äußeren Skeletstücke bei *Linckia* keine Muskeln, sondern bilden dicht nebeneinanderstehend einen gleichartigen Überzug der Skeletplatten, von diesen nur durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt.

Ist nun ein Arm im Begriff sich abzuschnüren, so wird die äußere Körnchendecke auseinandergezogen, so daß die Oberfläche des Armes eine netzförmige Struktur erhält, bis schließlich die Körner sich voneinander lösen und der Arm sich abtrennt. Zunächst besteht nun eine scharfe Grenze zwischen dem äußeren Armdeckenbelag und der eigentlichen Abtrennungsfläche, die zur Armrinne hin muldenförmig eingesenkt erscheint. Das proximale Armende stellt in diesem Fall eine kraterförmige Gestalt dar, bis zu deren Rand die Körnchen reichen.

Zwei solcher Fälle liegen bei den Exemplaren vor, die in Fig. 11 und Fig. 12, S. 131 abgebildet sind. Das im Innern der Vertiefung befindliche Gewebe hat Bindegewebscharakter und zeigt keine Einlagerung von Kalkkörperchen. Dieses, die Innenwand auskleidende Gewebe (*a*) ist feiner strukturiert, als das gewöhnliche Bindegewebe und unterscheidet sich von ihm durch geringeres Färbungsvermögen (Fig. 25, S. 145). Das Auftreten einer homogenen Masse, wie sie Dawydoff an der Amputationsfläche von *Amphiura* beobachtete und als Gerinnungsprodukt von einer aus dem Arm nach der Wunde hin strömenden Flüssigkeit auffaßte, konnte ich bei meinen Exemplaren nicht feststellen Beim Schneiden des in Fig. 12, S. 131, abgebildeten Exemplars 4 fand ich Verhältnisse, wie sie in Fig. 23, S. 143, dargestellt sind. Zur Erklärung diene, daß das Bild nur den rechten Teil des Schnittes zeigt und zwar deshalb, weil der rechte Armrand höher lag als der linke, der nur in ganz geringer Ausdehnung getroffen wurde. Wie man deutlich erkennt, ist der dem Außenrand entsprechende Teil von kleinen Kalkkörperchen bedeckt, die genau bis zum Armrand reichen. Der dem Innern zugewendete Teil ist frei von Kalkkörnchen und zeigt auch keine Bedeckung mit normalem Bindegewebe, wie sie sonst dem Armrinnenrand zukommt. In dem auf dem Schnitt getroffenen Bindegewebe (*bi*) findet man auf weiteren Schnitten die Leibeshöhle enden, während die mit *a* bezeichnete Kalkplatte zu einem Ambulacralstück wird. Die bei *p* getroffene Partie stellt den Querschnitt einer Papulaeanlage dar und zwar auf dem Stadium, auf welchem die einzelnen Kanäle sich zusammenschließen zur der nach der Leibeshöhle führenden Einbuchtung.

Auf einem weiteren Regenerationsstadium findet man die großen Kalkskeletstücke nach der Innenseite zu mit einer dünnen bindegewebsartigen Schicht überdeckt, in der, nur ganz vereinzelt, kleine engmaschige Kalkkörperchen auftreten. Das innere Wachstum muß sehr rasch vor sich gehen, denn schon wenige Tage nach der Isolierung des Armes ist derselbe abgerundet und zeigt keine Wundstelle mehr. Nach kaum 3 Tagen wurde schon eine Regenerationsanlage beobachtet und bis zu diesem Stadium mußte sich die mehr oder minder große Abtrennungsfläche schließen, sich abrunden und dann erst erfolgte eine Emporwölbung, aus der sich das Regenerat differenzierte. Hierin zeigen sich ähnliche Verhältnisse, wie sie Dawydoff bei *Amphiura* beobachtete. Er fand, daß die ersten Anzeichen einer Regeneration in dem Wuchern der Haut bestehen, die, indem sie zusammenwächst,

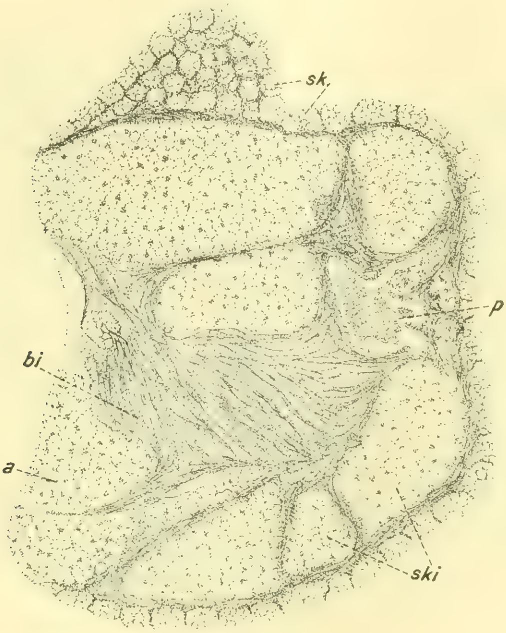


Fig. 23.

Querschnitt durch das proximale Ende eines Armes ohne äußere Regenerationsmerkmale. Exemplar 4. *a*, Inneres Skeletstück, das zu einem Ambulacralstück wird; *bi*, Bindegewebe; *p* Papulae; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke.

eine feste kompakte Schicht über der Amputationsfläche bildet. Durch das Wuchern des Ambulacralkanals wird eine Hervorstülpung der ihm anliegenden Hautschicht bedingt, welche über der Amputationsfläche eine kleine Anschwellung — die Anlage des neuen Armes — bildet.

Bei einigen Exemplaren, z. B. bei dem in Fig. 23 abgebildeten, dessen Oberflächenbild Fig. 12, S. 131, wiedergibt, fand ich an einzelnen Stellen eine Anreicherung von kleinen Skeletstücken des äußeren Armbelags, die ich mir nur als Faltenbildungen erklären kann.

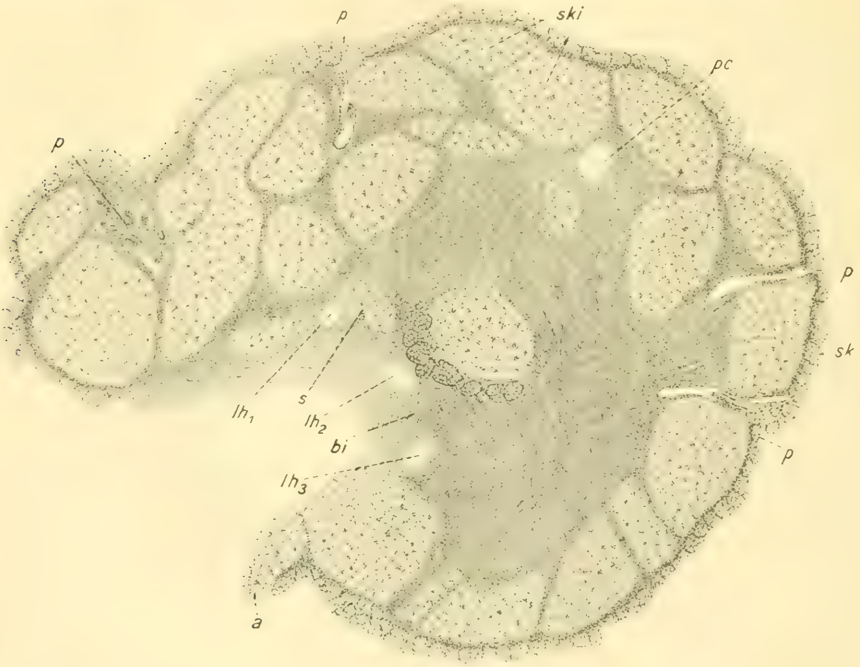


Fig. 24.

Querschnitt durch das proximale Ende eines Armes ohne äußere Regenerationsmerkmale. Exemplar 3. *a*, Innere Furchenpapille; *bi* Bindegewebe; *lh1*, *lh2*, *lh3*, Zipfel der Leibeshöhle; *p* Papulaeöffnungen; *pc*, Papulaekanal; *s*, inneres Skeletstück, das später zu einem Ambulacralstück wird. *sk*, äußere, *ski*, innere Skeletstücke.

Die Armrinnenränder zeigen in bezug auf die Anlage der äußeren Skeletstücke nicht immer gleiche Verhältnisse, was besonders in einem Fall klar hervortrat. Der rechte Armrinnenrand war vollkommen normal entwickelt, indem die äußere Skeletschicht mit der inneren Furchenpapillenreihe ihren Abschluß fand. Der linke Armrinnenrand dagegen war abgerundet und zeigte in der Nähe des Armendes ein nur dünnes, mit nur wenig Kalkkörperchen durchsetztes Gewebe, das in das Bindegewebe überging, welches die innere Armrinne ausfüllte. Dieser Mangel an Kalkkörperchen stimmt mit den äußeren Befunden überein, denn schon da fiel das Fehlen der äußeren Furchenpapillen am linken Armrinnenrand auf. Das Exemplar 3, um das es sich in vorliegendem Falle handelt, zeigte übrigens noch keine Regenerationsanlage. Nach weiteren Schnitten nahm die Körnchenstruktur zu und man erhielt ein Bild, wie es Fig. 24 wiedergibt. Auffällig ist an diesem Schnitt noch die Umlagerung eines der inneren Skeletstücke von einer Anzahl äußerer, die sich von außen her ganz tief in das Gewebe des Armes eingelagert haben. Die mit *lh_1*, *lh_2* und *lh_3* bezeichneten Lumina stellen Zipfel der Leibeshöhle dar. Von diesen zeigt *lh_3* ein besonderes Verhalten, das ich nur bei diesem Exemplar beobachtet habe, denn bevor er blind endet, entsendet er einen äußerst engen Kanal nach außen, so daß hier eine direkte Verbindung der Leibeshöhle mit der Außenwelt besteht. Fig. 25 stellt diese Stelle bei relativ starker Vergrößerung dar. Man erkennt die beiden Leibeshöhlenzipfel *lh_2* und *lh_3*, außerdem das Bindegewebe *bi* und das mit ihm in Verbindung stehende Gewebe *b*, das gleichfalls bindegewebigen Charakter hat. Das in Fig. 24 mit *s* bezeichnete Skeletstück nimmt später an der Bildung eines linken Ambulacralstücks teil. Die

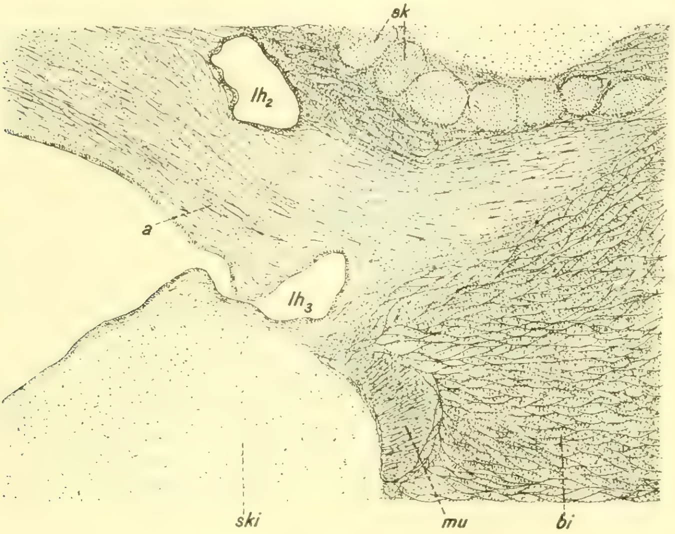


Fig. 25.

Querschnitt durch denselben Arm wie bei Fig. 24 des Exemplars 3. *bi*, Bindegewebe; *lh2*, *lh3*, Zipfel der Leibeshöhle; *mu*, Muskel; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke.

mit *p* bezeichneten Stellen sind die Öffnungen der den Arm durchsetzenden Papulae.

Die von den äußeren Skeletstücken gebildete Schicht bildet ein festzusammenhängendes Ganze, unter dem sich die neuen Armanlagen bilden. In mehreren Fällen, so auch bei dem Exemplar 11 war äußerlich eine Regenerationsanlage kaum zu erkennen, nur eine Überwölbung der Armrinne lag vor, wie sie in Fig. 15, S. 133, dargestellt ist. Trotzdem zeigten sich beim Schneiden zwei deutlich entwickelte Seitenarmanlagen. So erklären sich auch die von mir in den Fig. 16, 17, 18, und 19 dargestellten Fälle, in denen einzelne Arme der Regenerationsanlage deutlich angelegte Armrinnen besitzen, andre dagegen nur

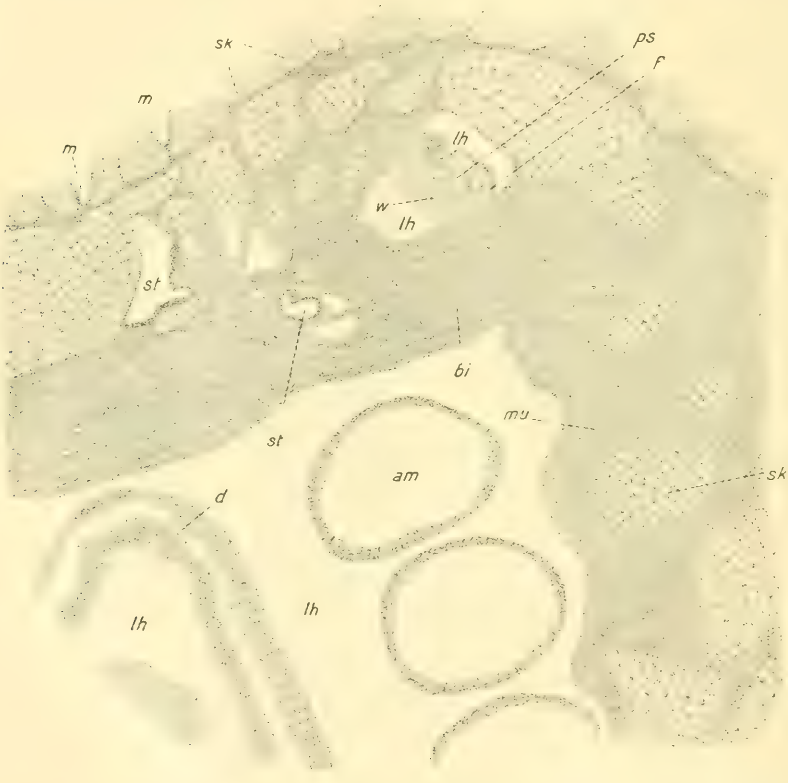


Fig. 26.

Sagittalschnitt eines Armendes mit nur ganz geringen Regenerationserscheinungen, die noch nichts von einer Armanlage äußerlich erkennen lassen. Exemplar 6. *am*, Ampullenquerschnitt; *bi*, Bindegewebe; *d*, Darmlumen; *f*, Füßchenlängsschnitt; *lh*, Leibeshöhle; *m*, Öffnungen der Madreporenplattenkanälchen; *mu*, Muskel; *ps*, Pseudohämalkanal; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke; *st*, Steinkanal; *w*, Wassergefäß.

durch eine unvollkommene Einkerbung angedeutet bzw. von einem Teil der Haut noch überbrückt werden.

Einen Beweis für die Anlage eines Armes im Innern ohne Beeinflussung der äußeren Skeletschichten zeigt Fig. 26, in der ein Sagittalschnitt vorliegt. Er stammt von dem Exemplar 6, dessen Regenerationsanlage nur gering ist. Man erkennt in dem proximalen Armende ein Lumen mit einer Seitenarmanlage. Von dieser ist deutlich zu sehen das Wassergefäß *w*, ein Füßchenlängsschnitt *f* und die Pseudohämalkanäle *ps*. Umgeben ist die Armanlage von Bindegewebe, dem ein großes inneres Skeletstück eingelagert ist. Die äußere Kalkkörnchenschicht verläuft normal ohne eine Andeutung zur Bildung einer Armrinnenöffnung.

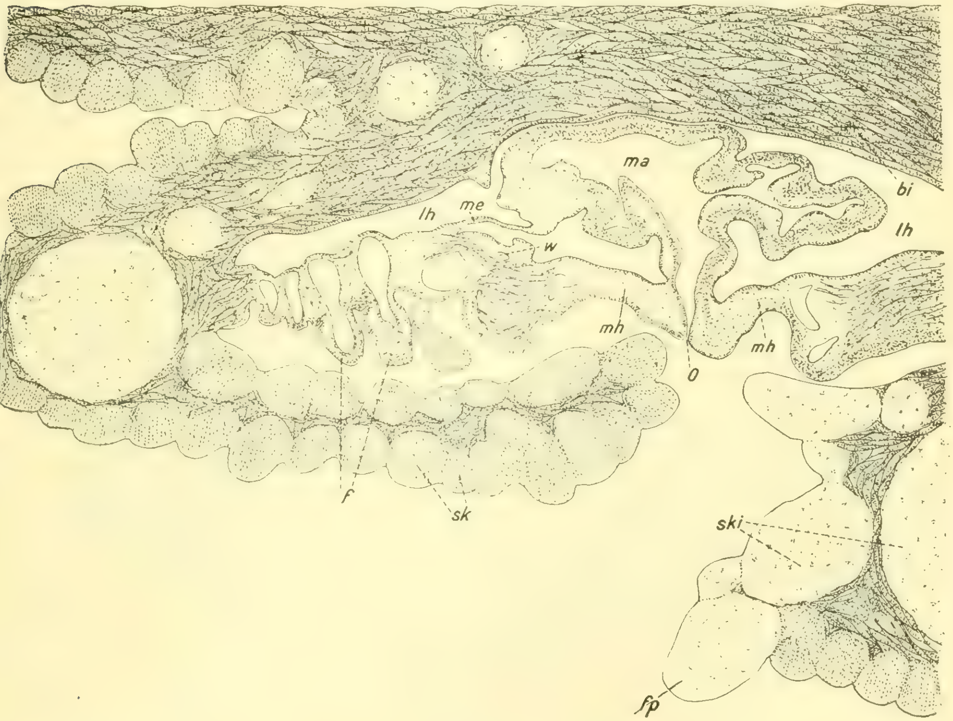


Fig. 27.

Querschnitt durch eine vierarmige Regenerationsanlage in der Höhe der Mundöffnung. Überdeckung der linken Seitenarmanlage durch äußere Skeletstücke. Exemplar 8. *bi*, Bindegewebe; *f*, Füßchenlängsschnitte; *fp*, Innere Furchenpapille; *lh*, Leibeshöhle; *ma*, Magen; *me*, Mesenterium; *mh*, Mundhaut; *o*, Mundöffnung; *sk*, äußere; *ski* innere Skeletstücke; *w*, Wassergefäß.

Ein weiteres sehr deutliches Bild von einer Seitenarmanlage, die auf ihrer ganzen Ausdehnung von der äußeren Hautschicht überdeckt wird, stellt Fig. 27, dar. Dieser Schnitt stammt von dem Exemplar 8, an dem äußerlich keinerlei Regenerationsanlage zu erkennen ist. Das Regenerat wurde auf der Höhe der Mundöffnung getroffen. Man erkennt den gefalteten Magen (*ma*) mit der Mundöffnung (*o*). Links und rechts ist der Mund durch die Mundhaut (*mh*) mit den Seitenarmen in Verbindung, von denen besonders der linke stark ausgebildet

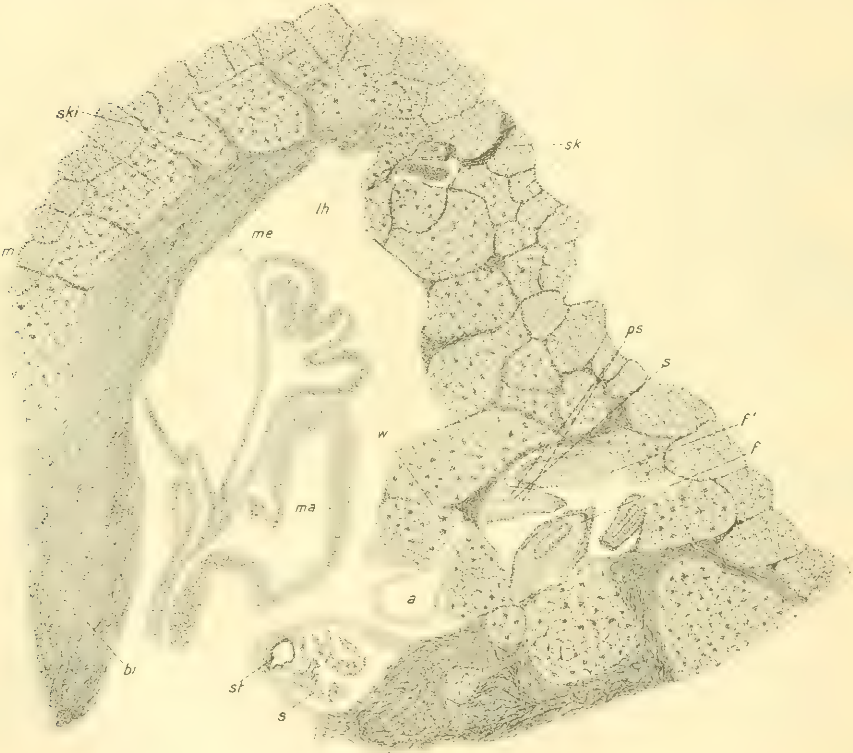


Fig. 28.

Sagittalschnitt durch ein vierarmiges Regenerat zur Demonstration der Überbrückung einer Seitenarmanlage durch äußere Skeletstücke. Exemplar 16. *a*, Ampulle; *bi*, Bindegewebe; *e* Septum; *f'*, Füßchen; *lh*, Leibeshöhle; *m*, Madreporenplattenanlage; *ma*, Magen; *me*, Mesenterium; *ps*, Pseudohämalkanal; *s*, Septalorgan; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke; *st*, Steinkanal; *w* Wassergefäß.

ist und leicht an den längs getroffenen Füßchen (*f*) zu erkennen ist. Über diese Armanlage legt sich nun ein ausschließlich aus äußeren Skeletstücken zusammengesetztes Stück, so daß man äußerlich die Regenerationsanlage nicht erkennen kann. Dieses überdeckende Stück nimmt zum distalen Ende hin immer mehr an Größe zu, verwächst mit der Seitenarmanlage, worauf dann bald in ihm die großen inneren

Skeletstücke auftreten, so daß der linke Armrinnenrand schließlich vollkommen dem rechten gleicht. Das Verhältnis der beiden Armrinnenränder auf dem vorliegenden Schnitt ist sehr verschieden. Während der rechte normal mit einer Furchenpapille (*fp*) abschließt, zeigt der linke nur eine von den äußeren Kalkkörperchen gebildete gekörnelte Oberfläche.

Es bleibt nun noch der Fall zu betrachten, bei dem die Armrinne eines neugebildeten Arms streckenweise von den kleinen Skeletstücken der äußeren Hautschicht überbrückt wird. Ein Beispiel hierfür gibt das in Fig. 17, S. 134, im Oberflächenbild gegebene Exemplar 16, von dem in Fig. 28, ein Sagittalschnitt vorliegt. Der linke Seitenschnitt der vierarmigen Regenerationsanlage ist quer getroffen. Man erkennt deutlich Ampullen- (*a*) und Füßchenquerschnitte (*f*) und das radiale Septum (*s*). Eine Armrinnenöffnung besteht auf dieser Höhe des Schnittes nicht, denn die äußeren Skeletstücke bilden einen festen Verschluß nach außen. Das Regenerat hat in bezug auf seinen Umfang nur geringe Ausdehnung, denn der unterhalb der Seitenarmanlage gelegene, durch seinen Reichtum an Bindegewebe ausgezeichnete Teil, gehört dem ursprünglichen Arm an.

In bezug auf den Unterschied in der Ausbildung der Arme zeigten mir meine Schnitte, daß immer je zwei Mittel- oder Seitenarme gleichzeitig entstehen, ein Nacheinander in der Reihenfolge also nicht vorkommt. Die Folge davon ist eine große Übereinstimmung im Umfang der Arme. Ausnahmen kommen vor, indem nur drei Arme angelegt werden bzw. die vier neuen Arme in einem sehr ungleichen Verhältnis stehen, wie es bei einem Exemplar meines Materials der Fall war, dessen Arme in dem Verhältnis 1 : 2 : 4 : 6 standen.

Der Darmkanal.

Wie bei Besprechung der äußerlich wahrnehmbaren Regenerationserscheinungen bereits erwähnt wurde, stellt das Abschnüren eines Armes ein Auseinanderziehen dar, wobei alle Teile in Mitleidenschaft gezogen werden, besonders die radialen Darmblindsäcke. Diese werden sehr stark in die Länge gezogen, ehe sie sich endlich durchtrennen. Der eine Teil bleibt mit dem Magen in Verbindung, der andre verbleibt dem abgeworfenen Arm.

Einen solchen schon äußerlich wahrnehmbaren Fall stellt Fig. 11, S. 131, dar. Wir sehen am Grunde der Abtrennungsfläche neben den zwei Füßchen zwei gefaltete Gebilde, den Rest der Darmblindsäcke, hervorragen. Bei den von mir untersuchten Fällen waren überall da, wo noch kein Mund bzw. After, also kein vollständiges Verdauungsorgansystem angelegt war, Darmdivertikel vorhanden, die unbedingt von dem ursprünglichen Tier herstammen mußten.

Einen in bezug auf die Regeneration noch sehr wenig fortgeschrittenen Fall finden wir bei dem Exemplar 3, das etwa auf demselben Entwicklungsstadium steht, wie es Fig. 14, S. 132, wiedergibt, wo die Abtrennungsfläche geschlossen ist und aus dem Grunde der Armrinne einige Füßchen hervorragen. Auf den ersten Schnitten zeigt sich die Leibeshöhle nur als ganz kleiner Raum, da die Kalkkörper der Ambulacralrinne sehr groß sind. Auf dieser Höhe findet sich nun ein Darmblindsack getroffen, der in einen Schlauch, den Verbindungskanal mit dem Magen, übergeht. Dieser Darmkanal unterscheidet sich sehr scharf in seinem Bau von dem der Blindsäcke. Während diese bei erwachsenen Tieren reich gefältelten Gebilde aus einem Gewebe bestehen, das nur wenig Kerne enthält und sich nur ganz blaß färbt,

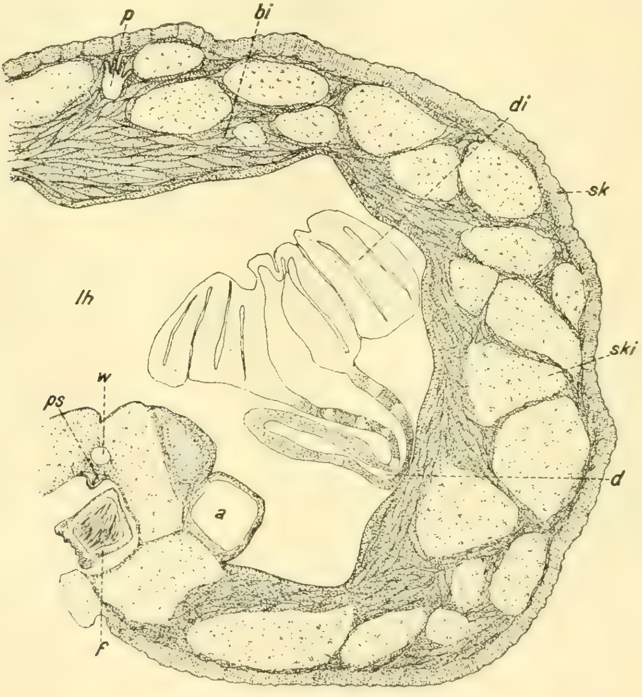


Fig. 29.

Teil eines Querschnitts durch einen Arm ohne äußere Regenerationsmerkmale. Exemplar 3. *a*, Ampulle; *bi*, Bindegewebe; *d*, Darm; *di*; Darmblindsack; *f*, Füßchen; *lh*, Leibeshöhle; *p*, Papulaeanlage; *ps*, Pseudohämalkanal; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke; *w*, Wassergefäß.

zeigt sich das Darmgewebe reich an Kernen und daher auch auffällig gefärbt. Die Fig. 29, des Exemplars 3 zeigt diesen Unterschied zwischen Darmdivertikel (*di*) und Darm (*d*) sehr deutlich. Auf diesem Stadium besitzt der Darmkanal eine eigentümliche Differenzierung, indem an manchen Stellen regelmäßige Verdickungen auftreten, d. h. Auftreibungen, so daß diese Stellen als helle von dem sonst dunkel gefärbten Gewebe sich abheben. Eine histologische Untersuchung war wegen des dafür nicht genügenden Erhaltungszustandes nicht möglich.

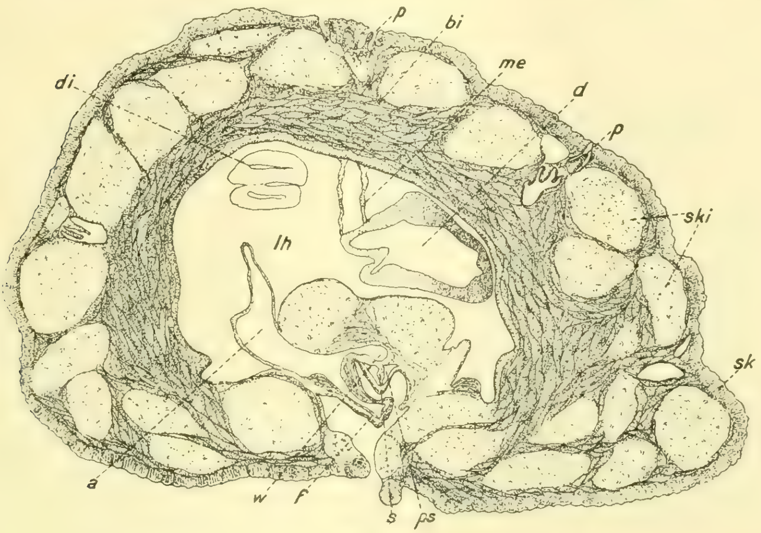


Fig. 30.

Querschnitt durch einen Arm ohne äußere Regenerationsmerkmale. Exemplar 7. Oberflächenbild 14 S. 132. *a*, Ampulle; *bi*, Bindegewebe; *d*, Darm; *di*, Darmblindsack; *f*, Füßchen; *lh*, Leibeshöhle; *me*, Mesenterium; *p*, Papulae; *s*, Septum; *ps*, Pseudohämalkanal; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke; *w*, Wassergefäß.

Eine weitere Differenzierung in besondere Abschnitte war auf diesem Stadium noch nicht festzustellen. Dies trifft auch zu auf Verhältnisse, wie sie uns in dem Exemplar 7 entgegentreten, dessen Oberflächenbild Fig. 14, S. 132, wiedergibt. Das proximale Armende zeigte noch keinerlei Regenerationsanlage, sondern ist abgerundet und von körneliger Haut bedeckt. Auch hier finden wir Darmblindsäcke des ursprünglichen Armes. Wie aus Fig. 30, zu erkennen ist, zeigt sich der Darmkanal (*d*) stark entwickelt, nimmt aber zum proximalen Armende hin schnell an Lumen ab und stellt sich schließlich als schlauchförmiger Kanal dar, der mit Mesenterien im Arminnern befestigt ist Als solcher liegt er, wie Fig. 31, zeigt, in der Mitte der Armrinne, dicht an der Innenwand des Armrückens. In seinem weiteren Verlauf zum proximalen Ende des Arms verliert er seine freie Lage und wird von einem Gewebe umgeben, das in engem Zusammenhang mit den Kalkkörperchen der Ambulacralrinne steht. Zugleich verlagert sich der Darm nach der linken Seite, von der Armfurche aus betrachtet, und legt sich dabei der Armrückendecke eng an. Schließlich endet er blind in dem Bindegewebe, das die Kalkkörperchen der Ambulacralrinne mit der Rückenarmwand verbindet. Der Darm stellte auch in diesem Fall einen einfachen Schlauch dar, der keine Neigung zur Falten- bzw. Magenbildung zeigt, aber auch keine Mündung nach außen aufweist.

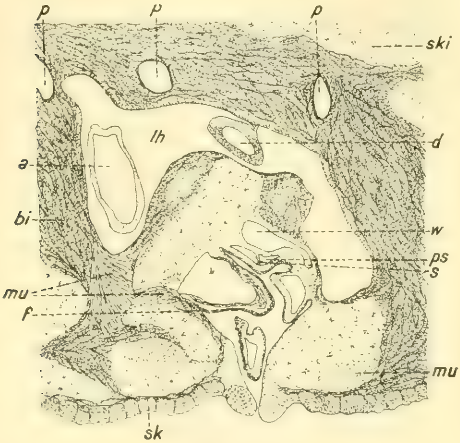


Fig. 31.

Teil eines Querschnitts ebenfalls durch Exemplar 7. *a*, Ampulle; *bi*, Bindegewebe; *d*, Darm; *f*, Füßchen; *lh*, Leibeshöhle; *mu*, Muskel; *p*, Papulaekanäle; *ps*, Pseudohämalkanal; *s*, Septum; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke; *w*, Wassergefäß.

In den weiteren Fällen, die Exemplare 3, 4 und 5 betreffend, traten teilweise sehr voluminöse Darmblindsäcke auf, die in einen englumigen, stark färbbaren Darmkanal übergingen. Bei dem Exemplar 3 zeigte der Darm wieder jene eigenartig aufgelockerten Stellen. Außer dem Epithel besteht der schlauchförmige Darm zum größten Teil aus einer Muskelschicht und Bindegewebe. Den Fall, daß schon eine Faltung, wie sie für die Bildung des Magens charakteristisch ist, angedeutet war, ohne daß zugleich auch eine Mundöffnung vorhanden gewesen wäre, habe ich unter meinem Material nicht gefunden. Nur in einem einzigen Fall war es mir nicht möglich, Reste des alten Darmes, bzw. der Darmblindsäcke festzustellen, in den übrigen 14 Fällen, von 22 untersuchten Exemplaren, war stets eine mehr oder minder deutlich erkennbare Mundbildung vorhanden.

Die Mundbildung.

Nach der Anlage von Madreporenplatten und derjenigen des Mundes zu urteilen, scheinen beide von gleich großer Bedeutung für das Tier zu sein, denn nur einmal fand ich eine Mundanlage ohne gleichzeitige Entwicklung des Wassergefäßsystems. Schon auf einer niedrigen Entwicklungsstufe des regenerierenden Armes zeigt sich eine wohlentwickelte Mundanlage. So bei dem Exemplar 6. Die äußeren Regenerationsmerkmale sind in diesem Fall nur gering, denn die Abtrennungsfläche ist an der rechten Seite etwas emporgewölbt, während der linke Teil zur Armrinne hin etwas eingezogen erscheint. An dem proximalen Ende der Armrinne ist nun der Mund gelegen. An der Insertionsstelle des Mundes treten die Kalkkörperchen auseinander und an ihnen befestigt sich die Mundhaut. In dem vorliegenden Fall ist nur eine ganz geringe Faltung vorhanden und die Mundöffnung geht ohne wahrnehmbare Differenzierung in den ursprünglichen Darm über.

Zur Ausbildung eines Magens mit seinen zahlreichen Falten ist es also bei diesem Exemplar noch nicht gekommen, vielmehr ist nur eine mundförmige Kommunikation des Darmsystems mit der Außenwelt hergestellt worden. Da auf diesem Stadium von einer ernährenden oder verdauenden Tätigkeit dieses Darmabschnittes kaum die Rede sein kann, so ist es auch erklärlich. daß wir auch noch keine Afterbildung antreffen.

Ein weiterer Fall, bei dem ohne äußerlich wahrnehmbare Regenerationsanlage schon ein Mund angelegt war, stellt Exemplar 8 dar (Fig. 27, S. 147), das in seiner Entwicklung mit dem in Fig. 14, S. 132 abgebildeten Exemplar 7 übereinstimmt. Die Faltung der Darmwand ist im Verhältnis zum vorigen Fall schon wesentlich stärker, erreicht aber lange nicht die Ausdehnung, wie sie ein normaler Magen verlangt. Die Darmfalten sind teils durch die Mundhaut, teils durch Mesenterien an den neugebildeten Armrinnen befestigt. Wie Fig. 27 zeigt, ist der linke Seitenarm dabei von der aus kleinen äußeren Skeletstücken zusammengesetzten Haut vollkommen überdeckt. Bei allen übrigen Exemplaren fand ich sowohl den Mund wie auch die After angelegt.

Ein typisches Bild einer Mundanlage gibt uns Fig. 32, des Exemplars 17. Die Regenerationsanlage besteht aus vier neugebildeten Armen. Der Schnitt wurde quer durch die Scheibe geführt. Der Mund ist kontrahiert und liegt infolgedessen nach innen zu in bezug auf die Armrinnen der neugebildeten Seitenarme. Diese sind längs getroffen, wie man an den Füßchendurchschnitten (*f*) erkennt. Die Mundhaut (*mh*) geht direkt in den Arm über, der durch die Einlagerung der Skeletstücke gekennzeichnet ist. Der Mund (*o*) stellt eine nur sehr enge Öffnung dar, die sich als kurzer gradwandiger Kanal fortsetzt. Dieser beginnt aber bald sich in Falten zu legen, die fast das ganze Lumen der Scheibe erfüllen. Der Magen wird sowohl in seinem unteren Teil an die Armrinnen der Seitenarme, wie in seinem oberen Abschnitt an der Armrückenwand mit Mesenterien (*me*) befestigt. In einem Entwicklungsstadium, wie dem vorliegenden, sind auch schon Darmdivertikel (*di*) ausgebildet, die natürlich im Verhältnis zum ausgewachsenen Tier erst sehr gering entwickelt sind und nur wenig gefaltete Schläuche darstellen. In dem vorliegenden Schnitt ist links ein solcher Divertikel ungünstig flach getroffen (*di*) und auch der im rechten Teil geschnittene gibt kein gutes Bild.

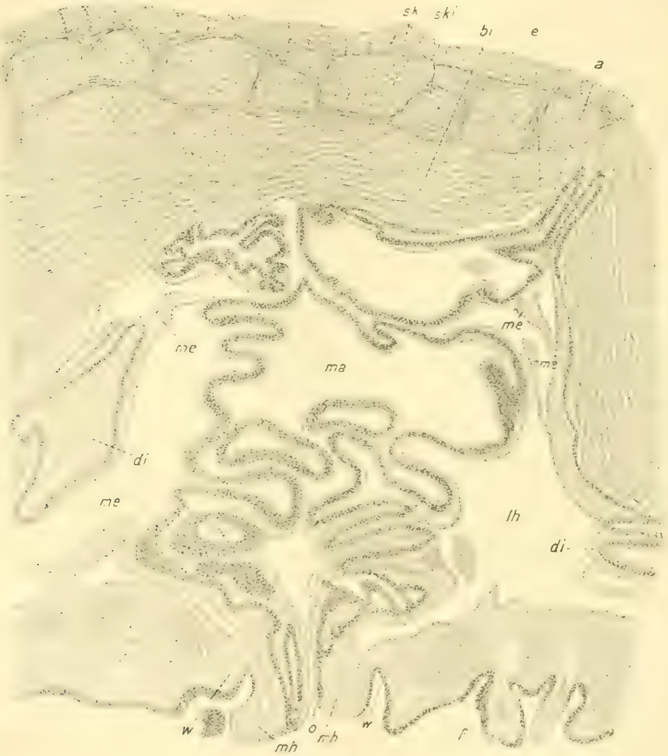


Fig. 32.

Querschnitt durch einen Teil der Scheibe in der Höhe der Mundöffnung. Exemplar 17. *a*, Afteranlage; *bi*, Bindegewebe; *di*, Darmblindsack; *e*, Einkerbung des Bindegewebes; *f*, Füßchen; *lh*, Leibeshöhle; *ma*, Magen; *me*, Mesenterien; *mh*, Mundhaut; *o*, Mundöffnung; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke; *w*, Wassergefäß.

Besser erkennt man das Verhalten in Fig. 33, dessen Oberflächenbild Fig. 19, S. 135, darstellt. Es handelt sich hierbei um Exemplar 15, dessen Regenerat vier neugebildete Arme zeigt, die zwar deutlich voneinander zu unterscheiden sind, aber doch noch ein zusammenhängendes Ganze bilden. In dem Schnitt wurde eine linke Armanlage quer, eine rechte dagegen längs getroffen. Der Mund ist etwas vorgestülpt, ohne jedoch über die Armrinnenränder des ursprünglichen Armes herauszuragen. Der linke Armquerschnitt ist nur an einem Fußquerschnitt (*f*) und dem Wassergefäß (*w*) kenntlich. Der Mund geht in kurzem geradlinigen Verlauf in den faltenreichen Magen über, dessen Aufhängung an Mesenterien auch hier deutlich hervortritt. Zu der rechten Armhöhle gibt der Darm einen Blindsack ab, der in seinem Anfangsteil zur Vergrößerung der Oberfläche gefaltet ist, nach dem Armende zu aber in einen einfachen Schlauch ausgeht.

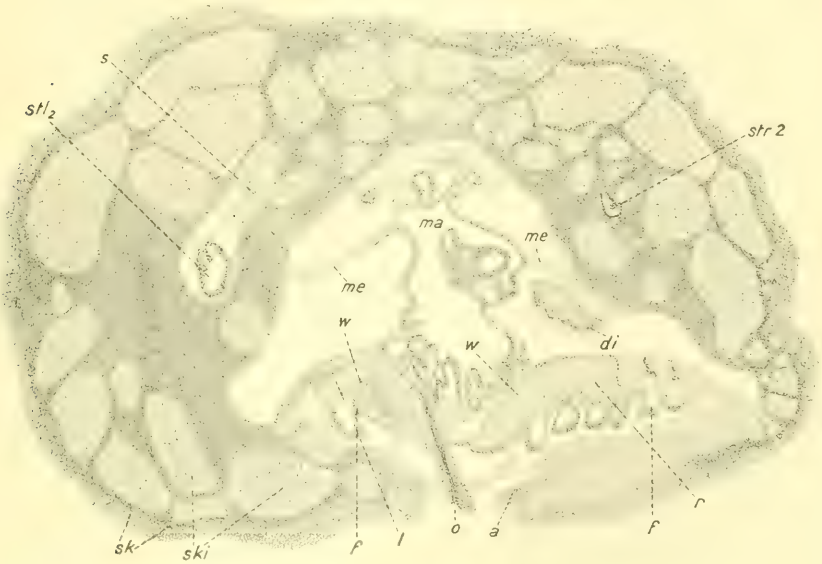


Fig. 33.

Querschnitt durch einen Arm mit vierarmigem Regenerat in der Höhe der Mundöffnung. Expl. 15. *a*, Furchenpapille (innere); *bi*, Bindegewebe; *di*, Darmblindsack; *f*, Füßchen; *ma*, Magen; *me*, Mesenterium; *o*, Mundöffnung; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke; *sp*, Septalorgan; *stl* 2, Steinkanal; *str* 2, Steinkanal; *w*, Wassergefäß.

Wie stark die Faltung des Darmes auftreten kann, zeigt Fig. 34, des Exemplars 21, das in seinem Äußeren etwa Fig. 21, S. 135, entspricht. Es war dies eines der am weitesten entwickelten Regenerationsexemplare, die ich geschnitten habe. Das Regenerat bestand in einer vierarmigen Anlage. Bei diesem Exemplar sieht man deutlich den Übergang des Seitenarms zur Mundhaut (*mh*). Bei der Konservierung haben sich die Armrinnenränder des ursprünglichen Armes geschlossen und haben dabei den hervorgestülpten Mund zwischen sich eingeklemmt, so daß die Mundfalten wulstförmig hervorquellen. Auf dem Schnitt erkennt man außerdem das linksseitige Septalorgan (*s*) während der dazu gehörige Steinkanal schon in das Wassergefäß (*w*)

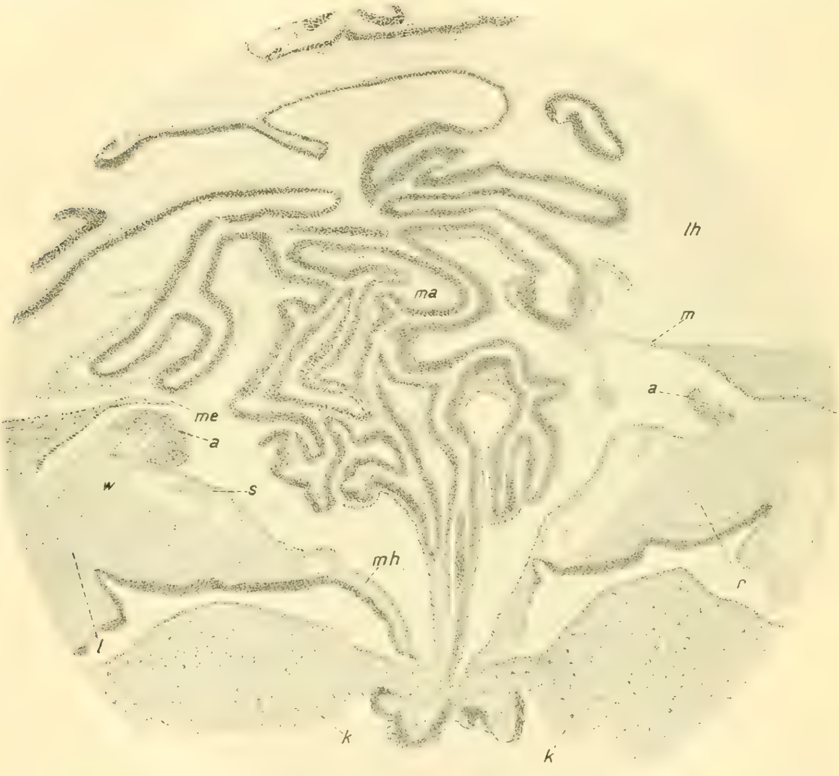


Fig. 34.

Querschnitt durch die Scheibe eines vierarmigen Regenerats. Exemplar 21. *a*, Tiedemannsches Körperchen; *k*, Armrinnenränder des ursprünglichen Arms; *l*, linke Seitenarmanlage; *lh*, Leibeshöhle; *ma*, Magen; *me*, Mesenterium; *mh*, Mundhaut; *r*, rechte Seitenarmanlage; *s*, Septalorgan; *w*, Wassergefäß.

übergegangen ist. Bei *a* ist ein Tiedemannsches Körperchen getroffen, das meist an der Einmündungsstelle des Steinkanals in das Wassergefäß seinen Ursprung hat.

Die übrigen von mir untersuchten Exemplare zeigten die gleichen Verhältnisse wie die eben erwähnten.

Die Afteranlage.

Von den Verdauungsorganen ist nun noch die Afteranlage zu erwähnen. Bei *Linckia* liegen die Verhältnisse in bezug hierauf ganz eigenartig, denn die Anlage des Afters ist entsprechend derjenigen der Madreporenplatten paarig. Nach meinen Schnittserien zu urteilen, bei denen von vierzehn Exemplaren elf mit einer Afteranlage versehen waren, scheint die Anlage desselben zeitlich nach derjenigen von Mund und Madreporenplatten vor sich zugehen.

Einen Beweis dafür liefert das Exemplar 11, dessen Regenerationsanlage wie Fig. 15, S. 133, zeigt, wenig angedeutet ist. Das schwach emporgewölbte Armende läßt nur ganz undeutlich einige größere Buckel erkennen. Auf den Schnitten findet man einen vollständig entwickelten Mund, aber nicht, wie man erwarten sollte, eine Afteranlage. An zwei Stellen der Rückenwand des ursprünglichen Armes findet man, nicht weit voneinander entfernt, zwei Einbuchtungen im Bindegewebe, wie sie ähnlich in den Fig. 32und Fig. 35, bei *e*, zu erkennen sind. Die rechte davon tritt weniger deutlich hervor, links dagegen erkennt man, wie eine Falte des Darms in der Einbuchtung gelagert ist, und schließlich auch ganz von Bindegewebe umgeben wird. Kurz darauf endet der nur sehr kleine Kanal blind. In bezug auf Mundöffnung und Magen stimmt die Anlage mit derjenigen in normalen Fällen überein. Eine, auf eine Afteranlage hindeutende Differenzierung im Arm bzw. der äußeren Körnchenschicht war nicht zu erkennen.

Das gänzliche Fehlen einer Afteranlage beobachtete ich nur bei dem Exemplar 8. Äußerlich ist keine Regenerationsanlage wahrzunehmen, obwohl, wie die Schnitte zeigten, schon zwei neue Armanlagen vorhanden sind und auch der Mund deutlich angelegt erscheint. Der Magen zeigt allerdings kaum Faltenbildung, was dem jungen Stadium des Regenerats entspricht und damit auch das Fehlen der beiden After erklärlich macht.

In mehreren Fällen beobachtete ich, daß die Entwicklung der beiden Afteranlagen, in bezug auf ihre Ausbildung, verschieden sein kann und zwar insofern, als der eine After vollkommen angelegt ist, während der andere noch nicht mit der äußeren Umgebung in Verbindung getreten ist.

In den meisten Fällen kann man beim Überblicken eines Schnittes, vor allem eines sagittal geführten, die Anlage der After daran erkennen, daß sich sowohl an der äußeren wie an der inneren Armwand eine deutliche Einkerbung zeigt. Besonders nimmt, von dieser Stelle an, das die innere Armwand bekleidende Bindegewebe zum distalen Armende hin sehr stark an Ausdehnung zu.

Die in Fig. 35 getroffene Afteranlage ist diejenige des Exemplars 18. Dasselbe besitzt eine gut entwickelte, vierteilige Regenerationsanlage, deren Arme jedoch noch ein zusammenhängendes Ganze bilden und so einem Regenerat gleichen, wie es in Fig. 18, S. 134, dargestellt ist. Der Schnitt wurde unterhalb der beiden neugebildeten Mittelarme geführt, sodaß die beiden Seitenarme noch vor ihrer Verschmelzung mit dem ursprünglichen Arm getroffen wurden. Von dem Magen, der in seinem unteren Teil stark gefaltet ist, geht der Enddarm

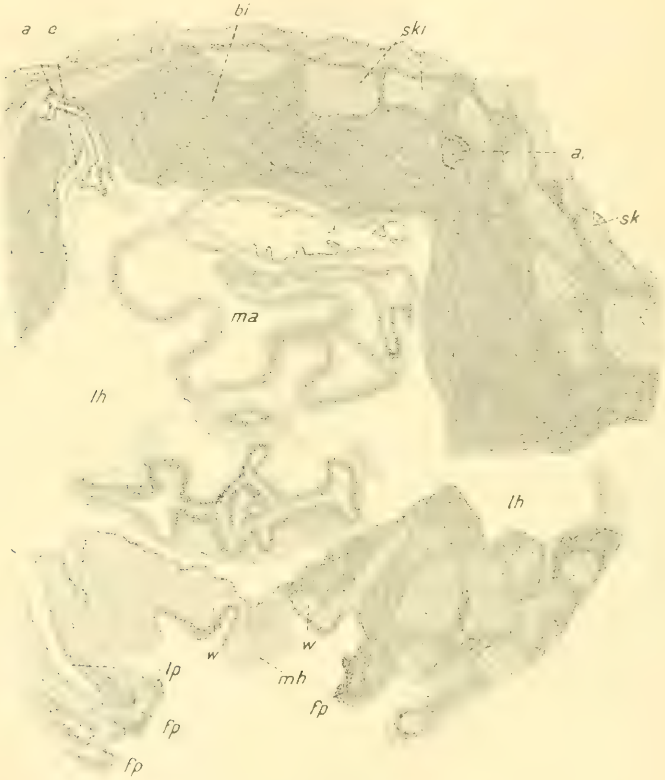


Fig. 35.

Querschnitt durch die Scheibe einer vierarmigen Regenerationsanlage. Exemplar 18. *a*, Blindendender Enddarm; *a*, Blindendender, vom Enddarm sich abzweigender Kanal; *bi*, Bindegewebe; *e*, Einbuchtung des Bindegewebes; *fp*, Füßchenscheibe; *lh*, Leibeshöhle; *lv*, Lumen des Füßchens; *ma*, Magen; *mh*, Mundhaut; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke; *w*, Wassergefäss.

aus. Er ist leicht zu erkennen an der starken Färbung, die auch der Magenwand zukommt. Das die innere Armwand auskleidende Bindegewebe bildet eine starke Einsenkung (*e*), in der der Enddarm nach der Peripherie des Armes hin vordringt. Der Kanal setzt sich dann bis zur äußeren Kalkkörnchenschicht fort und zeigt auch bis hierhin seine ursprüngliche Struktur. Die äußeren Skeletstücke lassen einen kleinen Spalt zwischen sich frei, der die einfache Afteröffnung darstellt. In dem von mir als Beispiel gewählten Exemplar 18, weichen die Verhältnisse insofern von der Regel ab, als nur die rechte Afteranlage vollständig ist. In Fig. 35 sehen wir im linken Teil des Bildes den teilweisen Verlauf der andern Afteranlage. Der Enddarm dringt hier bis an die äußere Kalkkörperchenzone vor, an der er blind endet. Eigentümlicherweise geht bei diesem Exemplar kurz vor der Ausmündung des Enddarms von diesem ein stark färbbarer Kanal aus, der in beiden Fällen blind endigt. Der rechte ist in Fig. 35 bei *a*, zu erkennen.

Einen interessanten Fall stellt das Exemplar 15 dar, auf das noch bei dem Kapitel über das Wassergefäßsystem zurückzukommen sein wird, denn sowohl die Anlage der After, wie die der Madreporenplatten, sind verdoppelt. Von den vier angelegten Aftern sind aber nur drei vollkommen entwickelt.

Verfolgt man die Schnitte des Exemplars 15 zum proximalen Ende hin, so trifft man zuerst auf den ersten rechten After, der einen deutlichen Ausführungsgang zeigt und normal verläuft. Auf den weiteren Schnitten erscheint dann der erste linke Enddarm, der ebenfalls nach außen mündet. Auf diesem Stadium sieht man in der Nähe der Armrückenwand zwei Darmblindsäcke liegen, die die Ausgangspunkte für die zwei weiteren Afteröffnungen bilden. Diese Darmblindsäcke teilen sich je in zwei Teile, von denen der nach außen gelegene zur Afteranlage verwendet wird. Wie bei jeder Afteranlage, so zeigt sich auch hier im rechten Teil des Armes eine Einkerbung des Innenrandes und man kann auch an dieser Stelle den angelegten Ausführungsgang erkennen. Zur Bildung eines Afters kommt es aber nicht, vielmehr lagert sich der Kanal an der rechten Seite der Einkerbung an das Bindegewebe an und endigt blind. Die Einkerbung wird nicht bis zur äußeren Körnchenschicht fortgeführt, sondern endet nach kurzem Verlauf blind. Anders verhält es sich auf der linken Seite. Hier kerbt sich der innere Armrand stark ein, an ihm erstreckt sich der ausführende Kanal, den man analog den normalen Verhältnissen mit Enddarm bezeichnen kann. In seinem weiteren Verlauf findet man ihn zwischen den großen Skeletstücken des Armes gelagert und sieht ihn mit einer deutlichen

Öffnung zwischen den etwas auseinandergetretenen Kalkkörperchen nach außen münden.

Daß die Verhältnisse, wie ich sie eben beschrieb keine normalen sind, geht auch daraus hervor, daß eine der linken Afteröffnungen und zwar die von mir als erste bezeichnete, an genau derselben Stelle liegt, wie die zweite linke Madreporenplatte. Man erkennt auf Fig. 36, des Exemplars 15 eine relativ große Einsenkung der äußeren Kalkkörperchenreihe, in deren linken Teil man die Mündung der Madreporenplattenkanälchen (*m*) sieht, während rechts die Afteröffnung (*a*) liegt. Im normalen Fall liegen Madreporenplatten und After immer in gewisser Entfernung auf den gleichen Interradien und zwar auf den zwischen den neugebildeten Seitenarmen und dem ursprünglichen Arm gelegenen.

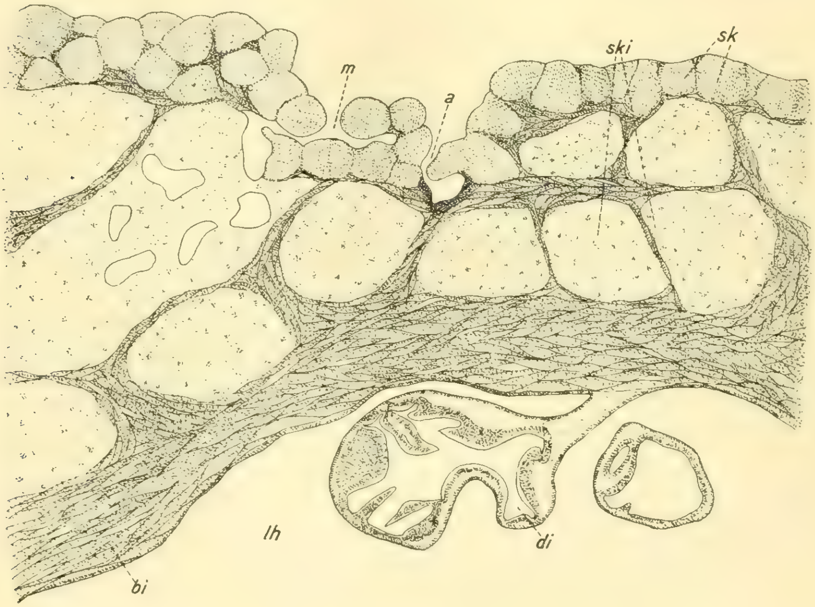


Fig. 36.

Querschnitt durch die dorsale Scheibenwand eines vierarmigen Regenerats. Exemplar 15. Oberflächenbild: Fig. 19 S. 135. *a*, Afteröffnung; *bi*, Bindegewebe; *di*, Darmblindsack, von dem der zu *a* gehörige Enddarm seinen Ursprung nimmt; *lh*, Leibeshöhle; *m*, Öffnung eines Madreporenplattenkanälchens; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke.

Bei jungen Regenerationsanlagen findet man die Afteranlagen immer unweit der Stelle, wo das Regenerat von dem ursprünglichen Arm durch eine scharfe Einknickung abgesetzt ist.

Das Ambulacralgefäßsystem.

Was die Anlage der Madreporenplatten betrifft, so erfolgt sie, soweit ich das an dem mir zur Verfügung stehenden Material nachweisen konnte, nach derjenigen des Mundes und vor der des Afters. Von den 22, von mir untersuchten Exemplaren, waren in 13 Fällen die Madreporenplattenanlagen an der Hand der Schnitte nachweisbar. Die frühe Anlage der Madreporenplatten vor derjenigen der After ist verständlich, denn neben der Ernährung, muß dem Tier schon möglichst früh die Fähigkeit zur Bewegung wiedergegeben werden und dazu ist ein regulär entwickeltes Wassergefäßsystem notwendig. Obwohl also der Zeitpunkt einer Neubildung der Madreporenplatten ein recht früher sein dürfte, so erfolgt sie immerhin erst auf einem Stadium, auf dem man meist von außen schon die Regenerationsanlagen, in einzelne Arme differenziert. erkennen kann, wo mithin schon mehr oder weniger eine Scheibe zur Ausbildung gekommen ist. Nur in einem Falle, wo sich das Vorhandensein einer Madreporenplattenanlage nachweisen ließ (Exemplar 6), zeigte der Arm äußerlich keine deutlichen Regenerationsmerkmale. Die Abtrennungsfläche war rechts etwas emporgewölbt, während der linke Teil zur Armrinne hin etwas eingezogen erschien.

Die Stelle der Madreporenanlage ist genau bestimmt, da sie in der Regel immer an der Einsenkung entsteht, die das Regenerat mit dem ursprünglichen Arm bildet (Fig. 20, S. 135), anderseits aber auf den Radien angeordnet ist, die dem ursprünglichen Arm am nächsten liegen; mithin den beiden Aftern benachbart.

In bezug auf das Auftreten der Madreporenplatten beobachtete ich, daß sie immer zu gleicher Zeit angelegt waren und nicht nacheinander, wie ich es teilweise bei den Aftern fand. Die Zahl der Madreporenplatten ist für *Linckia* im normalen Fall 2; nur bei einem Exemplar, worauf ich noch zurückkommen werde, traf ich vier an.

Das Exemplar 6 war das jüngste Stadium bei dem ich eine Madreporenplattenanlage nachweisen konnte. Das Exemplar besaß ein nur wenig ausgebildetes Regenerat und so kam es, daß die Madreporenplatten nahezu an die höchste Stelle des abgerundeten Armes zu liegen kamen. Die Öffnungen der Madreporenplatten treten auf in Form kleiner Höhlungen und Spalten, hervorgerufen durch Auseinanderweichen der äußeren Skeletstücke. (Fig. 36, und Fig. 37). Diese Öffnungen setzen sich als kleine Kanälchen zwischen den großen Skeletstücken des Armes fort, vereinigen sich zu einem einzigen Kanal (Fig. 26, S. 146), der nun in die Tiefe rückt. Diese Verlagerung geschieht zunächst in der Richtung zum Arminnern hin und zwar in dem die Arminnenwand auskleidenden Bindegewebe. In diesem verläuft der Steinkanal weiter in einer auf der Richtung der Armachse senkrechten Richtung, bis er die ventrale Armwand erreicht.

Die Lage, in der sich der Steinkanal dann befindet, stellt Fig. 28, S. 148, dar. Das betreffende Exemplar 16 besaß eine gut entwickelte Regenerationsanlage, bei der nur ein Arm nicht völlig entwickelt war, d. h. soweit das äußerlich zu erkennen war. Der Schnitt ist sagittal geführt und zeigt den oberen Teil des Regenerats. Während im linken Teil Kalkkörperchen und Bindegewebe auftreten, sehen wir rechts im oberen Teil des Regenerats nur Kalkkörperchen angelegt. Das Bindegewebe beginnt hier erst unter der Seitenarmanlage. Der Seitenarm ist vollständig angelegt, denn wir finden zwei Füßchen (*f*, *f'*) entwickelt, wobei auch die zu ersterem gehörige Ampulle (*a*) getroffen ist und zwar auf dem Stadium, wo sie ihren Kanal zum Wassergefäßkanal (*w*) entsendet. Unterhalb dieser Seitenarmanlage liegt nun der Steinkanal (*st*) mit dem ihn begleitenden Septalorgan (*s*). Auf den vorhergehenden Schnitten findet man links oben die Madreporenplattenanlage, etwa in der Höhe des Buchstaben *m*. Hier bildet sich dann auch der Steinkanal, durchzieht das Bindegewebe und verlagert sich auf die ventrale Seite des Arms. Ist er dort angelangt, so ragt er, mit dem Septalorgan zusammen einen Wulst bildend, in die Leibeshöhle hinein. Auf diesem Stadium bleibt der Steinkanal, bis in die Nähe des Mundfeldes, wo er schließlich in das Wassergefäßsystem übergeht.

Der Verlauf des Steinkanals ist keineswegs ein gleichförmiger in bezug auf seine Form, d. h. er ist stellenweise von Lamellen in mehrere Teile zerlegt, was wohl zur Vergrößerung der Oberfläche beitragen soll. Zum Wassergefäßsystem hin nimmt er, wie Fig. 28, S. 148, zeigt, eine einfache schlauchförmige Gestalt an. Den obenerwähnten lamellösen Charakter erkennt man aus Fig. 37 wo bei *st* der Steinkanal zum Teil etwas schräg getroffen ist und zwar auf dem Stadium, wo er nach dem Verlassen der Kalkkörperzone in das Bindegewebe übergeht.

Wie schon erwähnt wurde, werden Madreporenplatten und Steinkanäle schon sehr früh angelegt. In Fig. 26 tritt uns ein solcher Fall entgegen. Es ist dies ein Schnitt durch Exemplar 6, das nur geringe äußere Regenerationsmerkmale aufwies, nämlich nur eine schwache Emporwölbung an der Abtrennungsfläche. Wie man aus den Schnitten erkennt, sind allerdings schon zwei Seitenarme angelegt. Im linken oberen Teil des Bildes sieht man bei *m* zwei Stellen, an denen die äußeren Skeletstücke auseinandertreten, um dadurch als Öffnungen der Madreporenplatten zu dienen. Etwas weiter nach innen liegt der Übergang zwischen Madreporenplatte und Steinkanal, während rechts davon der Steinkanal bei *st* wieder getroffen ist. Direkt über ihm liegt eine neugebildete Seitenarmanlage, die nach außen zu von Kalkkörperchen überdeckt ist, worauf ich in dem die Armanlage behandelnden Teil schon hinwies. Die in dem Schnitt mit *a* und *d* bezeichneten Teile entsprechen denjenigen einer Füßchenampulle und dem Darm des ursprünglichen Armes.

Eine Verlagerung der Madreporenplatten, zum proximalen Armende hin, tritt nur selten ein. Außer bei dem in Exemplar 6 beobachteten Fall traf ich ähnliche Verhältnisse bei dem schon stärker entwickelten Exemplar 11 an (Fig. 15, S. 133). Bei diesem erscheint das Armende wulstförmig erhöht mit drei schwach angedeuteten Buckeln. Die eine Madreporenplattenanlage, die linke, zeigt sich schon in den ersten Schnitten, auf denen nur Kalkkörperchen getroffen sind und zwar, indem diese einen Spalt von mehr oder minder unregelmäßiger Form zwischen sich frei lassen. Dieser Spalt findet nun in seinem weiteren Verlauf seine Fortsetzung in einzelnen Kanälchen, die ihrerseits wieder verschmelzen und zwar zum Steinkanal, der zunächst senkrecht in die Tiefe verlagert wird. Er kommt so über die Mitte der Armrinne zu liegen, während er auf den späteren Schnitten nach links hinüberrückt.

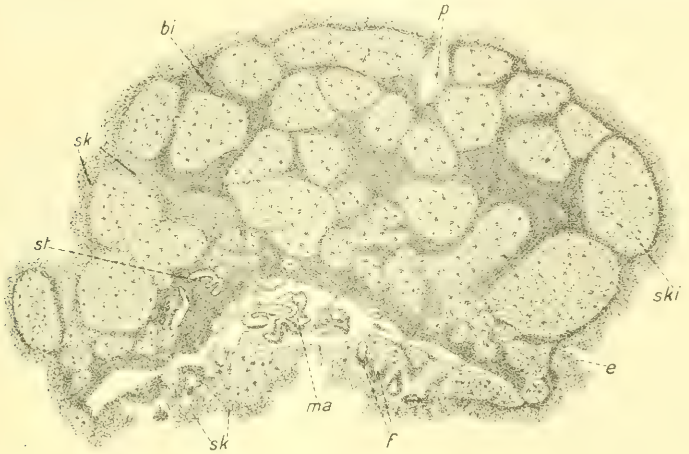


Fig. 37.

Querschnitt durch die Seitenarmanlage eines vierarmigen Regenerats. Der Schnitt zeigt sehr charakteristisch das Verhältnis von Regenerat und ursprünglichem Arm. Exemplar 22. *e*, Einsenkung der äußeren Skeletstücke zur Anlage der Madreporenplatte; *f*, Füßchen; *ma*, Magen; *p*, Papulaeanlage; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke; *st*, Steinkanal.

Die rechte Madreporenplatte des Exemplares liegt dem ursprünglichen Arm näher als die linke.

Verhältnisse, wie ich sie soeben beschrieben habe, sind, soweit ich nach dem mir zur Verfügung stehenden Material schließen darf, Ausnahmen, ebenso wie die Anlage von vier Madreporenplatten, wie ich sie nur einmal unter den geschnittenen Exemplaren beobachten konnte. Das betreffende Exemplar 15, Fig. 19, S. 135, zeigte eine deutliche vierteilige, im ganzen allerdings zusammenhängende Regenerationsanlage. Fig. 38 zeigt den Schnitt, auf dem man zuerst die Anlage der ersten linken Madreporenplatte erkennt. Die äußeren Skeletstücke zeigen eine Einsenkung, bzw. treten auseinander und lassen kleine Zwischenräume frei, die sich auch noch zwischen den darunterliegenden großen Skeletstücken zeigen. Es sind dies die Kanälchen der Madreporenplatte. Merkwürdigerweise liegen in diesem Fall Madreporenplatte und Afteröffnung auf einem gemeinsamen Feld in unmittelbarer Nähe, während sie im normalen Fall ganz getrennt voneinander liegen. Fig. 36 gibt diese Stelle bei starker Vergrößerung wieder. Zur Erklärung der Fig. 38 sei noch gesagt, daß im linken Teil des Schnittes ein Seitenarm getroffen ist und zwar so, daß gerade das als Fühler umgebildete Füßchen (*fü*) durchschnitten wurde. Von dem gemeinsamen Lumen der beiden Mittelarme ist der Seitenarm durch eine dicke Bindegewebsschicht (*bi*) getrennt. Der erste linke Steinkanal rückt nach unten und hält sich an der Innenseite der Bindegewebslage im Arminnern. Inzwischen sind die beiden Mittelarme

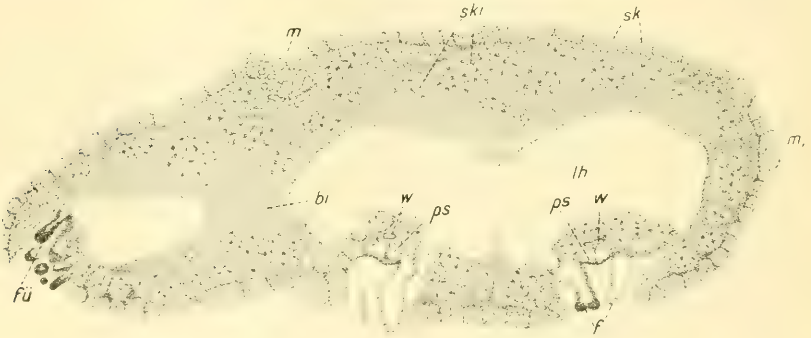


Fig. 38.

Querschnitt durch eine vierarmige Regenerationsanlage, bei der die beiden Mittelarme quer, der linke Seitenarm schief getroffen wurden. Exemplar 15. Oberflächenbild Fig. 19 S. 135. *bi*, Bindegewebe; *f*, Füßchenlängsschnitte; *fü*, Fühlerlängsschnitt; *m*, erste Madreporenplattenanlage (linke); *m1*, Einsenkung zur ersten rechten Madreporenplattenanlage; *ps*, Pseudohämalkanal; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstücke; *w*, Wassergefäß.

näher aneinander gerückt und verschmelzen mit einander. Auf diesem Stadium zeigt sich an der mit m_1 bezeichneten Stelle die erste rechte Madreporenplatte. Der Steinkanal dieser Anlage mündet nahezu auf gleicher Höhe wie der erste linke in den Ringkanal. Zu gleicher Zeit tritt an derselben Stelle, dem ursprünglichen Arm natürlich mehr genähert, wie im ersten Fall, die zweite linke Madreporenplatte auf, deren Kanälchen sich weit zwischen den Kalkkörperchen erstrecken, ehe sie sich zum Steinkanal vereinigen. Der in der Höhe der Mundöffnung geführte Schnitt (Fig. 33) zeigt diesen Steinkanal bei *stl*$_1$. Von dem linken Seitenarm ist ein Füßchen *f* und das Wassergefäß (*w*) zu erkennen. Nachdem sich die vier neuen Arme vereinigt haben, mündet der zweite linke Steinkanal in den Ringkanal, an welcher Stelle gleichzeitig ein TIEDEMANNsches Körperchen vorhanden ist. Die zweite rechte Steinkanalanlage zeigt ein anderes Verhalten. In der Schicht der äußeren Skeletstücke tritt zwar eine Einsenkung auf, aber zur Ausbildung einer größeren Anzahl von Öffnungen bzw. Kanälen kommt es nicht. Vielmehr bemerkt man zwischen den großen Kalkkörpern einen zuerst sehr engen, sich schnell erweiternden Kanal, der auch schon in dem in Fig. 33 dargestellten Schnitt bei *str2* auftritt. Zunächst zeigt der Kanal keine Differenzierung, bald aber erkennt man die Anlage eines Steinkanals mit Septalorgan. Auf diesem Stadium liegt er in der Dorsalwand des rechten Seitenarms, ehe dieser ganz mit dem ursprünglichen Arm verschmolzen ist. Er rückt nun nach dem Armlumen zu, gelangt aber nicht in die innere Armwand, sondern endet vorher blind. Eine Verbindung mit dem Wassergefäß des Armes konnte nicht nachgewiesen werden.

Bei Behandlung dieses Organsystems möchte ich erwähnen, daß es selbstverständlich erwünscht gewesen wäre, die Neubildung der Organe sowohl auf ihren Ursprung, wie auf ihre weitere Ausbildung hin zu verfolgen, ähnlich etwa wie es bei den Untersuchungen von DAWYDOFF an *Amphiura* geschah. Auch ist es kaum nötig, hinzuzufügen, daß dies bei Beginn der Arbeit beabsichtigt war und daß also Körperdecke, Nervensystem, Darmkanal, Ambulacralsystem so behandelt werden sollten. Wenn man dies wollte, würde es freilich nötig sein, das Material von *Linckia* besonders daraufhin zu konservieren, denn an dem vorliegenden Material ließen sich diese Vorgänge, sowohl was die aufeinanderfolgenden Regenerationsstadien, sowie den Erhaltungszustand hinsichtlich der feineren Struktur betrifft, nicht mit Sicherheit verfolgen, so daß ich mich im Wesentlichen auf eine Beschreibung der gröberen Bilder zu beschränken hatte.

Das Nervensystem.

Über das Verhalten des Nervensystems ergaben meine Untersuchungen keine sicheren Resultate wegen der dafür nicht genügenden Konservierung. Nur der Radialnerv ließ sich verfolgen und es ergab sich dabei, daß bei ganz jungen Regeneraten derselbe zum proximalen Ende hin seine winkelartige Form verliert und flach auf dem Bindegewebe des inneren Armrandes endet. Er erstreckte sich in mehreren Fällen weiter als die Leibeshöhle, die in dem Bindegewebe blind geendet hatte. Dies letztere erfolgte meist in mehreren Zipfeln.

Beobachtungen über die Genitalorgane von Linckia.

Bei den Untersuchungen über die Regenerationsvorgänge von *Linckia* ergab sich die Gelegenheit zu Beobachtungen über das Genitalsystem, welche die Kenntnisse dieser Verhältnisse in verschiedener Hinsicht ergänzen und deshalb hier mitgeteilt werden sollen, zumal die in der Literatur darüber vorhandenen Angaben voneinander abweichen.

Im allgemeinen gilt für das Genitalsystem der Seesterne, daß es aus fünf Paar Büscheln von Gonadenschläuchen besteht. Die Büschel ragen frei in die Leibeshöhle und stellen sich dar, als röhrenförmige oder gelappte Drüsenschläuche, die interradial ausmünden. Außer dieser Anordnung kommt aber noch eine andre vor, bei der die Büschel in Reihen angeordnet sind und dadurch in die Arme übergehen. Jedes Büschel hat dann seinen eignen Ausmündungskanal. Im ersteren Fall sind die Genitalbüschel in jedem Interradius festgewachsen und werden nur aus Raummangel in die Arme verlagert, wo sie neben die Darmdivertikel zu liegen kommen. Das Auftreten mehrerer getrennt mündender Genitalbüschel wurde beobachtet bei *Luidia*, *Astropecten*, *Archaster*, *Chaetaster*, *Pentaceros*, *Culcita*, *Linckia*, *Brisinga*, *Labidiaster* und *Echinaster*. Bei der letzteren Art herrschen Verschiedenheiten, denn *Echinaster purpureus* hat mehrfache Genitalbüschel, *Echinaster sepositus* dagegen einfache.

In der Literatur finden wir über die Geschlechtsorgane folgende Angaben: Lang sagt in seiner vergleichenden Anatomie: »Die Geschlechtsorgane sind entwickelt als fünf Paar Büschel von Gonadenschläuchen oder als fünf Paar Reihen von Gonadenschläuchen. Die Büschel ragen frei in die Leibeshöhle vor, ihre Basis ist an der apicalen Leibeswand befestigt, gewöhnlich am apicalen Rande der Supramarginalplatten oder auf diesem Niveau. Genau an dieser Stelle durchsetzt der Ausführungsgang die Körperwand (zwischen zwei benachbarten Skeletstücken), um an der Oberfläche mit einer (seltener mit mehreren) Geschlechtsöffnungen nach außen zu münden. Die Geschlechtsöffnungen sind ganz unansehnlich und nur zur Zeit der Geschlechtsreife, wenn die Geschlechtsprodukte entleert werden, deutlich sichtbar. Im einfachsten Fall sind fünf Paar Gonadenbüschel vorhanden, wie das z. B. in den Familien der Asterinidae, Solasteridae, Echinasteridae, Linckiidae, Asteriidae — soweit die Arme daraufhin untersucht sind — der Fall ist. Dabei liegen die fünf Paare entweder in der Scheibe, je ein Büschel zu seiten eines Interradius, oder sie rücken in die Basis der Arme hinein (Echinasteridae, Linckiidae). Mehr als fünf Gonadenbüschelpaare finden sich in den Familien der Astropectinidae, Pentoceratidae und Gymnasteriidae. Sie liegen entweder in der Scheibe in Reihen zu Seiten der Interradien oder es erstrecken sich die fünf Paar Reihen in die Arme hinein. Am weitesten gedeiht dieses Verhalten bei *Luidia*, wo jederseits in jedem Arm eine Reihe von Gonadenbüscheln bis gegen die Spitze des Armes hinzieht und wo auf jedes Skeletsegment ein bis zwei Paar Gonaden kommen.

In allen Fällen besitzt jedes Gonadenbüschel seine besondere Geschlechtsöffnung. Im allgemeinen ist diese Geschlechtsöffnung für jedes Gonadenbüschel einfach, es kommt aber auch vor, daß, wie bei *Asterias* und *Solaster*, der die apicale Leibeswand durchsetzende Ausführungsgang sich verästelt und mit mehreren nahe beieinanderliegenden Genitalporen ausmündet. Von der Regel, daß die Geschlechtsöffnungen auf der Apicalseite der Scheibe oder Arme liegen, macht *Asterina gibbosa* eine Ausnahme. Hier liegen sie auf der Oralseite, was damit in Zusammenhang gebracht werden kann, daß dieser Seestern nicht einfach die Eier in das Wasser entleert, sondern in Waben oder Platten an Steinen befestigt«.

Aus diesen Angaben von Lang ergibt sich für *Linckia* das Vorhandensein von fünf Paar Gonadenbüscheln mit ebensovielen Ausmündungskanälen und die Verlagerung der Geschlechtsorgane in die Arme hinein.

Perrier sagt in seinem Buch: Traité de Zoologie: les glandes génitales des Asteriidae, Echinasteriidae, Linckiidae sont également contenues dans les bras et ont la forme de grappes volumineuses; les orifices de sortie sont situés à l'angle des bras au nombre de 3 à 9 pour chaque angle. Da Perrier in bezug auf *Brisinga*, bei der die Verhältnisse ebenso liegen wie bei *Linckia*, sagt: »les glandes génitales des Brisingiidae sont des caecums qui se groupent autour d'une même tube contenue dans la partie renflée des bras; les orifices de sortie sont situés sur cette partie renflée elle même«, so ist wohl anzunehmen, daß er unter angle den Winkel versteht, der zwischen zwei Armen liegt, womit er sich in Gegensatz zu den bei *Linckia* vorliegenden Verhältnissen stellt. In bezug auf das Auftreten der Genitalbüschel in der Scheibe zu seiten der Interradien, nennt er außer den Astropectinidae und Pentoceratidae noch die Pentagonasteridae.

Gegenbaur spricht sich in seinem Grundriß der vergl. Anatomie folgendermaßen aus: »Hoden oder Eierstöcke erscheinen als röhrenförmige oder gelappte Drüsenschläuche, welche bei einigen in zwei Reihen angeordnet, eine der Metamerie der Arme entsprechende Verteilung zeigen (*Ophidiaster, Archaster*). Bei andern treffen auf jeden Arm nur zwei Gruppen, die sich aber längs der ganzen Armcavität ausdehnen können (auch *Brisinga*), endlich erscheinen sie auf den Interradialraum beschränkt«. Gegenbaur hält somit das Verhalten von *Ophidiaster*, dem *Linckia* entspricht, mit *Brisinga* für verschieden.

Huxley dagegen sagt: »bei *Luidia, Ophidiaster* und einigen anderen Gattungen erstrecken sich die Drüsen weit in die Arme hinein und bei *Brisinga endecacnemos* sind die Genitalien, wie G. O. Sars nachgewiesen hat (Researches on the structure and affinity of the genus *Brisinga* 1870) zahlreiche gesonderte Drüsen, die in zwei Reihen, einer zu jeder Seite der Mittellinie der centralen Hälfte jedes Armes, angeordnet ordnet ist«.

In bezug auf die Linckiiden erwähnt Gegenbaur noch: »Bei *Ophidiaster* finden sich gegen zwölf Trauben in einer Reihe«, was sich auch mit meinen Funden bei *Linckia multiforis* deckt.

Ludwig gibt von den Geschlechtsorganen folgendes an: »Bei beiden Geschlechtern treten die Genitalorgane in Form von einfachen oder verästelten Schläuchen auf, die rechts und links von den interbrachialen Septen an die Innenseite der dorsalen Körperwand befestigt sind. Sind jederseits mehrere Büschel vorhanden, so sind dieselben in einer Längsreihe angeordnet, die dem Verlauf des Genitalstranges folgt. Es werden dann alle Genitalbüschel derselben Seite an ihren Befestigungsstellen durch den Genitalstrang in Verbindung gebracht. Alle Genitalschläuche, die dem Genitalstrang anhängen, kann man in ihrer Gesamtheit als ein einheitliches Organ betrachten. Bei *Archaster typicus, Luidia ciliaris, Plutonaster subinermis, Chaetaster longipes, Linckia miliaris, Echinaster purpureus* und wahrscheinlich auch bei andern Arten dieser Gattungen treffen wir die Genitalstränge oft bis fast zur Armspitze reichend und dabei ihrer ganzen Länge nach mit Büscheln von Genitalschläuchen besetzt, die um so kleiner werden, je mehr man sich von der Armbasis entfernt. Die Genitalöffnungen entsprechen im allgemeinen den Genitalbüscheln in Zahl und Lage, so daß jedes Büschel seine besondere Öffnung erhält. Letztere befinden sich in der Regel immer an der selben Stelle der Körperwand, an der sich innen das Genitalbüschel ansetzt. Sind die Büschel in die Arme gerückt, so finden wir auch dort die Öffnungen. Entweder dringt der Gang sofort von der Basis des Büschels geraden Wegs durch die Haut, oder er verläuft z. B. bei *Asterina exigua* erst eine kurze Strecke an der Innenfläche der Haut und senkt sich dann erst in diese ein. Die Genitalöffnungen stellen in den meisten Fällen einen einfachen, kleinen und darum oft nur schwer aufzufindenden Porus dar, der sich ausnahmslos in eine nur von unverkalkt gebliebener Haut verschlossene Lücke des Hautskelets lagert, also selbst weder ein Skeletstück durchsetzt, noch von einem besondren Skeletstück aufgenommen wird. Mit Bestimmtheit nachgewiesen sind diese einfachen Genitalöffnungen bis jetzt bei: *Echinaster sepositus*, *Cribrella oculata*, *Pteraster pulvillus*, *Astropecten aurantiacus*, *Culcita coriacea*, *Brisinga coronata*, *Ctenodiscus krausei*, *Palmipes membranaceus*, *Asterina wega*, *Asterina exigua*, *Asterina cephala*, *Asterina gibbosa* und *Asterina pancerii*. Bei den beiden zuletzt genannten Arten haben sie eine ventrale Stellung eingenommen«.

Wie meine Untersuchungen zeigten, gehört auch *Linckia multiforis* zu den eben aufgezeichneten Arten.

Bei der Untersuchung des mir zur Verfügung stehenden Materials fand ich, daß die Anzahl der Genitalbüschel, je nach der Größe des Tieres, schwankt, dabei aber die Zahl 100 überschreiten kann. Von der Scheibe aus erstrecken sich die Genitalstränge an der Seitenwand der Arme bis nahezu an die Spitze, mit einem feinen weißlichen Faden vergleichbar, dem die Genitalbüschel ansitzen. Diese sind stark verästelt und am umfangreichsten in Scheibennähe, wo sie zusammen mit den Darmdivertikeln fast den ganzen Arm ausfüllen. Nach dem distalen Armende hin nehmen sie schnell an Größe ab und werden zu kleinen knopfähnlichen Gebilden, die dem Genitalstrang direkt aufsitzen. Die büschelförmigen Organe münden jedes mit einem dünnhäutigen Kanal nach außen, der als Schlauch an der Innenwand des Armes eine Strecke entlang läuft.

Betrachtet man einen Arm von *Linckia*, so bemerkt man dorsalwärts, wie auch lateralwärts, siebförmig durchlöcherte Komplexe, die in parallellaufenden Längsreihen, mehr oder weniger gleichmäßig, angeordnet sind. Diese Komplexe stellen die Ausmündungsöffnungen der

Papulae dar, Gebilde, denen eine respiratorische Funktion zugeschrieben wird. Es sind häutige, nach außen vorstülpbare Organe, die mit der Leibeshöhle in direkter Verbindung stehen. Auf diesen durchlöcherten Komplexen liegen nun auch die Genitalöffnungen. Äußerlich unter-

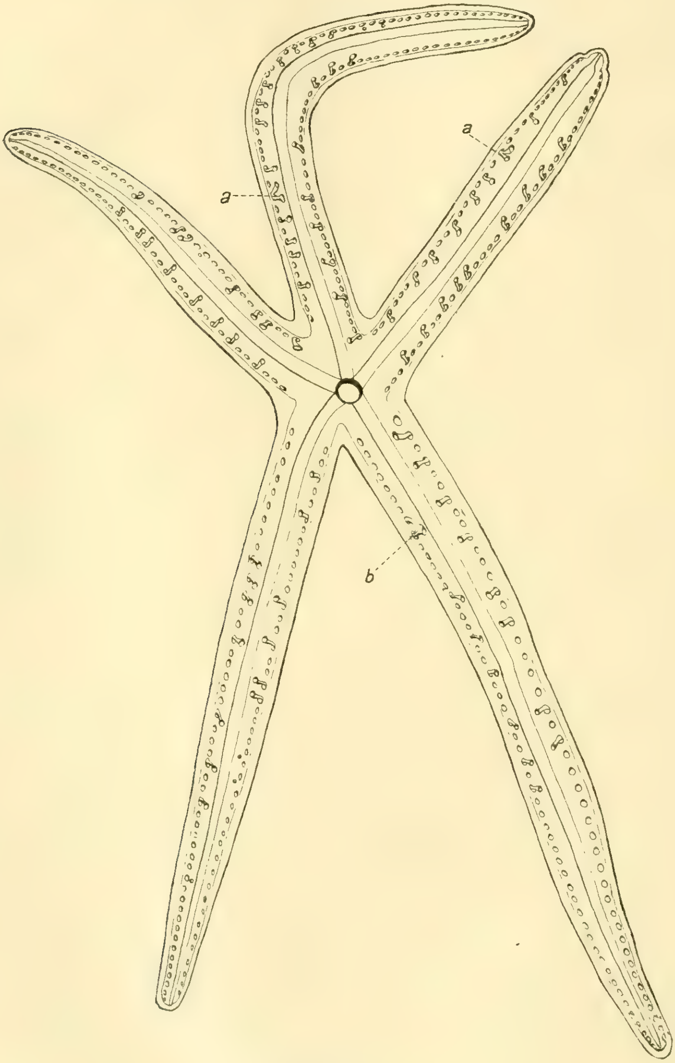


Fig. 39.

Normales Exemplar von *Linckia multiforis*. Die Dorsaldecke ist oberhalb der untersten Papulaereihe wegpräpariert, um die Anordnung der Geschlechtsorgane zu zeigen. *a*, *b*, anormale Mündungsanlagen.

scheidet sich die Genitalöffnung nicht von derjenigen der Papulae, wenigstens nicht am konservierten Tier. Bei *Linckia multiforis* liegen die Genitalöffnungen immer in der untersten Reihe der Papulaekomplexe.

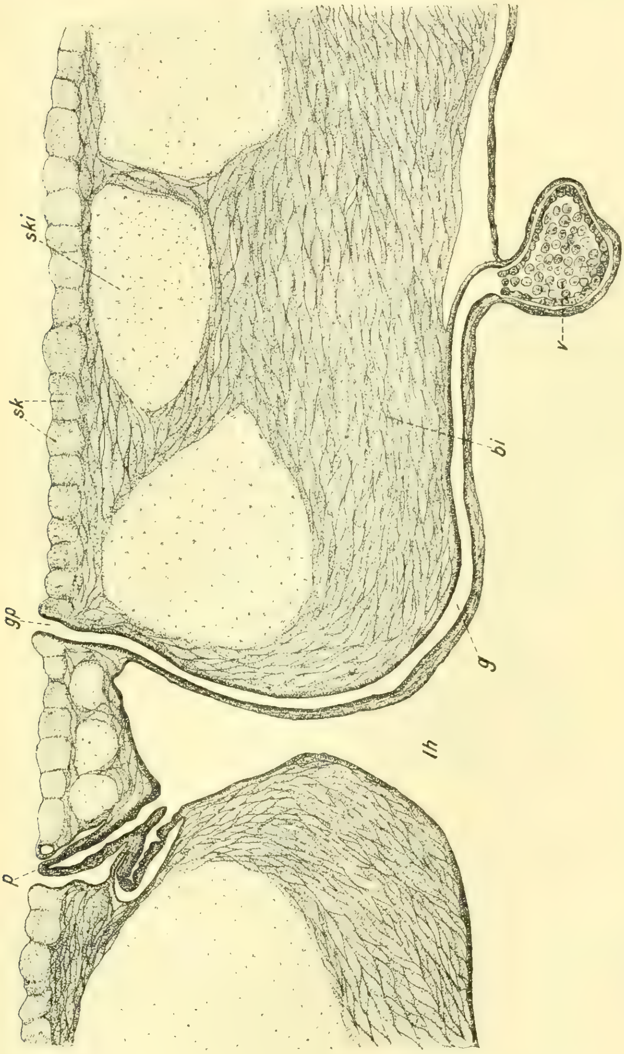


Fig. 40.

Längsschnitt durch den Armrand von *Linckia multiforis*. *bi.* Bindegewebe; *g.* Genitalkanal; *gp.* Genitalöffnung; *p.* Papulaeanlage; *sk.* äußere; *ski.* innere Skeletstücke; *v.* Eier.

Diesen Komplexen entsprechen auf der Innenseite der Arme nahezu elliptische Vertiefungen, so daß wir mehrere Reihen von in regelmäßigem Abstand auftretenden Löchern finden. In die unterste dieser Reihen, meist sind es drei an jeder Armseite, münden die Ausführungsgänge der Genitalschläuche. Im allgemeinen mündet nur ein einzelner Ausführungskanal in eine solche Öffnung der Armwand, ich fand jedoch auch den Fall, daß zwei Genitalbüschel getrennt voneinander in einem Loch münden (der eine von rechts kommend, der andre von links); aber auch daß zwei solche Kanäle miteinander verschmelzen und in einem gemeinsamen Ausführungsgang mündeten, Fig. 39 bei *a*. Bei einem Exemplar beobachtete ich, daß zwei miteinander verwachsene Genitalbüschel sich spalteten und mit je einem Ausmündungskanal in einem besonderen Papulaekomplex nach außen führten (Fig. 39 bei *b*). Fig. 39 stellt ein ausgewachsenes Exemplar dar, von dem der Teil oberhalb der untersten Papulaereihe abpräpariert ist. Die stark schematisierte Figur zeigt nur die Ausmündungskanäle von denen die Genitalbüschel abpräpariert sind in bezug auf ihre Ausmündung. Die unterhalb der Öffnungen befindlichen kleinen Kreise deuten die nur wenig entwickelten knopfförmigen Genitalorgane an.

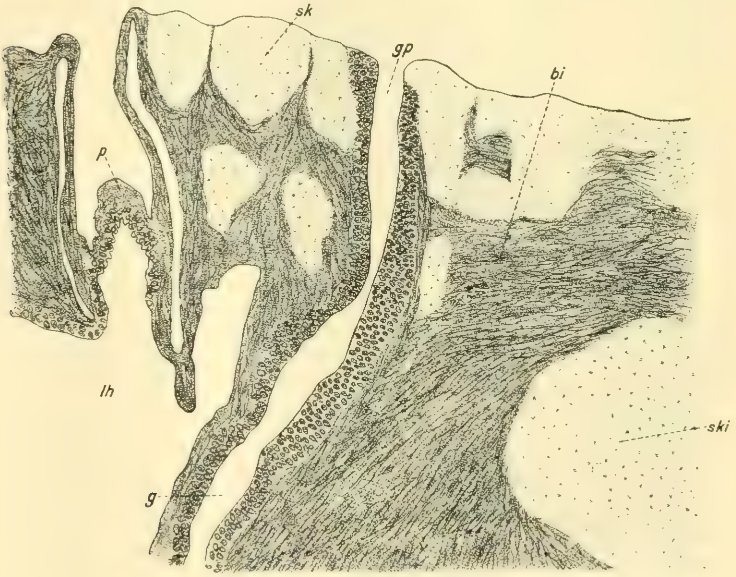


Fig. 41.

Schnitt durch den äußeren Armrand von *Linckia multiforis*. *bi*, Bindegewebe; *g*, Genitalkanal; *gp*, Genitalöffnung; *lh*, Leibeshöhle; *p*, Papula; *sk*, äußere; *ski*, innere Skeletstück.

Bei der Untersuchung der durch diese Armregion geführten Schnitte, ergab sich an den Stellen der von den Papulae siebförmig durchlöcherten Armwand ein starkes Zurücktreten der inneren Skeletstücke. Fig. 40 zeigt einen Längsschnitt durch die Armwand an dieser Stelle. An der Außenseite erkennt man die Schicht der kleinen Skeletstücke (*sk*), die dicht aneinander liegen. Nach innen folgt Bindegewebe (*bi*), in dem als hellere Komplexe die großen Skeletstücke liegen. An der rechten Wand, der nach dem Arminnern zu liegenden Öffnung, sieht man den Verlauf des Ausmündungskanals, der sich zwischen zwei Kalkkörperchen nach außen öffnet. Der Arminnenseite anliegend erkennt man den Genitalschlauch mit den darin enthaltenen Eiern. Auf demselben Schnitt ist auch eine Papulaeanlage (*p*) getroffen mit

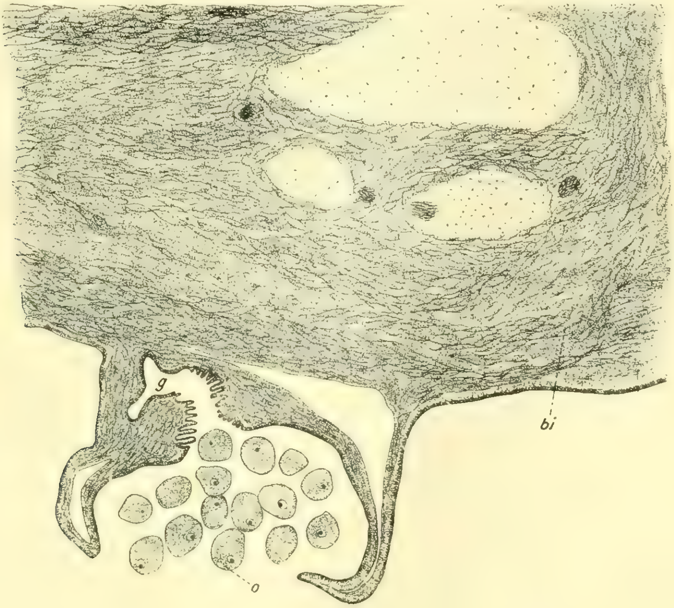


Fig. 42.

Querschnitt durch den inneren Armrand von *Linckia multiforis*. *bi*, Bindegewebe; *g*, Genitalschlauch; *o*, Eier; *ski*, innere Skeletstücke.

dem nach außen hervorgestülpten häutigen Gebilde. Der Ausführungskanal ist von einem aus dichtgelagerten Zellen bestehenden Epithel ausgekleidet, das sich, wie Fig. 41 zeigt, der äußeren Kalkplattenschicht anlegt und ursprünglich hier in das Außenepithel umbog. Nach innen zu geht der Kanal in die sackförmige Gonade über. Das Gewebe des Ausführungskanals zeigt sonst Bindegewebscharakter und ist nur in dem der Leibeshöhle zugekehrten Teil mit einem dünnen Epithel überkleidet, das sehr viele Kerne enthält. Fig. 42 zeigt den Übergang vom Genitalbüschel, das fortgelassen ist (nur einige Eier sind zur Angabe der Größenverhältnisse eingezeichnet), zum Ausmündungskanal, der durch seinen Kernreichtum gekennzeichnet ist.

Die vorliegenden Untersuchungen stellte ich auf Anregung von Herrn Prof. Korschelt an, dem ich für sein beständiges, freundliches Interesse, welches er meiner Arbeit entgegengebracht hat, meinen herzlichen Dank aussprechen möchte. Zugleich danke ich Herrn Prof. A. Brauer (Berlin) für die freundliche Überlassung seines reichhaltigen Materials.

Marburg, im Mai 1911.

Literaturverzeichnis.

1. Charl. Bonnet, Contemplation de la nature. 1764.
2. L. Cuénot, Études morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Biol. T. XI. 1891.
3. G. Cuvier, Le règne animal, distribué d'après son organisation. T. IV. Paris 1817.
4. John Dalyell, The powers of the creator. Vol. I. London 1851.
5. C. Dawydoff, Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsersch. bei den Ophiuren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. Leipzig 1901.
6. Edw. Forbes, A history of British Starfishes. London 1841.
7. L. Frédéricq, L'autotomie chez les étoiles du mer. Revue scient. 3e Série. Tome XIII. Paris 1887.
8. C. Gegenbaur, Grundriß der vergl. Anatomie d. Wirbellosen. Leipzig 1878.
9. Rich. Greeff, Echinodermen. Zool. Anzeiger. 1882. Bd. V.
10. Guettard in Réaumurs Insektengeschichte. 1742. Bd. VI.
11. E. Haeckel, Die Kometenformen der Seesterne. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl. 1878.
12. Th. Huxley, Anatomie der Wirbellosen. Breslau 1873.
13. Bernard de Jussieu in Réaumurs Insektengeschichte. 1742. Bd. VI.
14. V. L. Kellogg, Restorative regeneration in nature of the starfish Linckia diplax. Journ. Exp. Zool. Vol. I. Baltimore 1904.
15. H. D. King, Regeneration in Asterias vulgaris. Arch. f. Entw, Mech. Bd. VII. 1898.
    — ibid. Bd. IX. 1900.
16. E. Korschelt, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte. Allgemeiner Teil. 1910.
17. A. Kowalevsky, Die Vermehrung der Seesterne durch Teilung und Knospung, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXII. 1872.
18. A. Lang, Vergleichende Anatomie. Jena 1894.

19. J. B. P. A. LAMARCK, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. 1. Ed. T. II. Paris 1816.

20. EDW. LHWYD, in Linck, de stellis marinis. Lipsiae 1733.

21. H. LUDWIG in BRONNS Klassen und Ordnungen. Bd. II. 3. Ser. 1899.

22. E. v. MARTENS, Selbstteilung bei Seesternen. Naturforscher. 1879.
— Wiedererzeugungsvermögen bei Seesternen. Sitzungsber. der Gesellsch. naturforschender Freunde. Berlin 1884.

23. ALPH. MILNE-EDWARDS, Leçons sur la physiologie. IX. 1840.

24. P. SARAH MONKS, Variability and autotomy of Phataria. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia. Vol. LVI. 1904.

25. MÜLLER und TROSCHEL, System der Asteriden. Braunschweig 1842.

26. L. OKEN, Allgemeine Naturgeschichte. V. 1835.

27. E. PERRIER, Traité de Zoologie. 1899.

28. W. PREYER, Mitteil. der zool. Stat. Neapel. VII. 1887.

29. R. RÉAUMUR, Insektengeschichte. Bd. VI. 1742.

30. E. RIGGENBACH, Die Selbstverstümmelung der Tiere. Anat. Hefte. 2. Abt. Bd. XII. 1902.

31. P. u. F. SARASIN, Knospenbildung bei Linckia multiforis. Ergebn. naturw. Forschung auf Ceylon. Bd. I. Wiesbaden 1887—88.

32. G. O. SARS, Researches on the structure and affinity of the genus Brisinga. Christiania 1875.

33. SCHWEIGGER, Handbuch der Naturg. der skeletlosen Tiere. 1820.

34. TH. STUDER, Über Vermehrung von Seesternen durch Knospung und Teilung. Mitteilg. d. naturw. Gesellsch. Bern 1873.

35. J. E. WALCH, Reproduktion der Seesterne. Naturforscher IV. Stück. Halle 1774.

Braune Flagellaten mit seitlichen Geißeln.

Von

A. Pascher.

(Aus dem botanischen Institut der Prager deutschen Universität.)

Mit 3 Figuren im Text.

Braune Flagellaten mit typisch seitlicher Geißelinsertion wurden erst einige wenige Male beobachtet. STEIN gab in seinem grundlegenden Werke Abbildungen einer Form, die nicht mehr ganz sicher erkannt werden kann und bezeichnet diese als »Nephroselmis«; auch die andern Beobachter bezeichneten mit oder ohne Vorbehalt alle braunen Flagellaten mit seitlichen Geißeln mit demselben Namen, soweit sie Ähnlichkeit mit den STEINschen Figuren aufwiesen. Nun ist es aber sehr wahrscheinlich, daß mehrere voneinander verschiedene braune Flagellaten seitliche Geißeln besitzen; anderseits ist die Stellung dieser Monaden im System der Flagellaten eine recht unsichere. Um einerseits die bis jetzt bekannten derartigen Formen genauer zu charakterisieren, anderseits ihre verwandtschaftlichen Beziehungen klarzulegen, ist diese Notiz, zu der eigentlich SENNS ausgezeichnete Arbeit »Oxyrrhis, Nephroselmis und einige andere Euflagellaten, nebst Bemerkungen über deren System[1] den eigentlichen Anstoß gab, zusammengestellt. Vielleicht ist es nicht überflüssig zu bemerken, daß ich Gelegenheit hatte, die einzelnen hierher gehörigen Formen im Leben zu sehen.

Die am längsten charakterisierte Form ist die von STEIN aufgestellte *Nephroselmis*[2]. STEIN gab keine Beschreibung davon, nur zum Teil unklare Figuren geben Aufschluß[3].

---

[1] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII. S. 605.

[2] Die Steinschen-Figuren sind nicht völlig identifizierbar mit einer der drei bis jetzt bekannten braunen Monaden mit seitlicher Geißelinsertion. Für die Identifizierung mit der zuerst besprochenen Gattung spricht die Größe, der nur wenig mulden- sondern mehr bandförmige Chromatophor, die stärkere seitliche Ausrandung, die speziell bei Fig. 34, den optischen Querschnitt der Querfurche zeigt und vor allem der stark zusammengedrückte Protoplast. Doch ist auch diese Identifizierung nur wahrscheinlich.

[3] STEIN, Organismus d. Infusionstiere III. Flagellaten I. Taf. XIX. Fig. 32—57.

Monaden, die fast völlig, auch in der Größe mit den Steinschen Figuren übereinstimmten, kamen mir nur ein einziges Mal, aber in reichlicher Individuenzahl unter. Und nur diese, die sich von dem durch Senn studierten Flagellaten deutlich unterscheiden, möchte ich als *Nephroselmis* auch weiterhin bezeichnen. Es waren seitlich stark zusammengedrückte Monaden von nierenförmiger Gestalt, mit einem deutlichen, wenn auch nicht derben Protoplasten, der bereits ohne weitere Präparationsmittel deutlich erkennbar war. Der Protoplast war ganz schwach metabolisch. Möglicherweise deutet die Fig. 36 der Steinschen Tafel diese Metabolie an. Der Chromatophor an jungen Individuen in der Einzahl verdoppelt sich durch Querspaltung bei der Größenzunahme, ohne daß sonst Andeutungen der Zweiteilung vorhanden gewesen wären. Seine Farbe war braun, seltener braungrün. Am Vorderende des gegen die seitliche Ausrandung zusammenneigenden, schmalen, wandständigen, am Rande gelappten Chromatophoren befanden sich nicht selten mehrere glänzende, rotbräunliche Körperchen, wie sie ja auch bei *Synura* oder *Mikroglena* auftraten, die auch Stein, allerdings symmetrisch, je in der Einzahl wiedergibt. Die seitliche Ausrandung der Protoplasten war einerseits durch die nierenförmige Gestalt bedingt, kam aber auch dadurch zustande, daß sich quer um den Protoplasten, fast äquatorial, eine Furche zog, die sich bis annähernd zur Hälfte der Seitenfläche nach rückwärts erstreckte. Sie war mit einzelnen kleinen glänzenden Körperchen ausgekleidet, relativ seicht und leicht zu übersehen. Nur dem Umstande, daß ich dieselbe Furche sehr oft an Cryptomonaden gesehen habe, ist es eigentlich zuzuschreiben, daß sie mir überhaupt auffiel. Die beiden Teile der Furche liegen aber nicht ganz symmetrisch; einer reicht etwas tiefer herab.

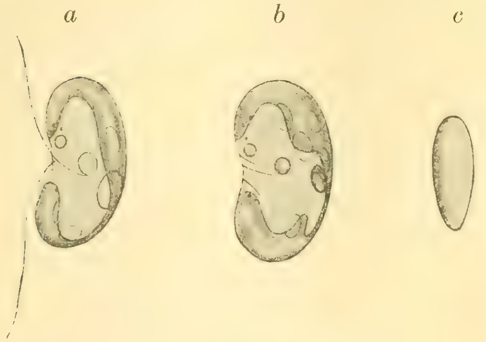


Fig. 1.

Nephroselmis olivacea Stein. *a*, *b*, von der Seite; *c*, von oben.

Diese Furche senkt sich fast median zu einem relativ schmalen Schlunde ein, der ziemlich gerade, nur ganz wenig nach unten gerichtet, in den Protoplasten hineinreicht. Im Schlunde sind ebenfalls vereinzelt die glänzenden Körperchen der Furche zu bemerken. Der Schlund ist wenig deutlich und nur schwer zu beobachten, nichtsdestoweniger bei Übung immer wieder zu finden. Nie ist er so deutlich wie bei *Cryptomonas*. Annähernd in der Mitte der Protoplasten findet sich das Pyrenoid mit schalenförmig angelagerten Assimilaten, die sich bei Jodzusatz zwar violett, doch mehr braunviolett als blau färben, demnach keine reine Stärke darstellen. Dieselben Assimilate finden sich auch in Form von kleinen Scheibchen. Die Geißeln sind ungleich, die eine breiter und kürzer nach vorne, die andre, ob ebenfalls bandförmig, vermag ich nicht zu sagen, länger, doppelt so lang als der Protoplast, nach rückwärts gerichtet. In der Nähe der Geißelbasis, im oberen Winkel zwischen Schlund und Periplasten, finden sich die beiden kontraktilen Vacuolen. Der Geißelbasis gegenüber, etwas nach abwärts, in der Nähe der Wand, der Kern.

Die Bewegung ist meist ein langsames Gleiten in der Längsrichtung unter beständigem Hin- und Herschwanken, das nur selten durch jähe Sprünge oder durch Herumschießen in weiten Kreisschlingen unterbrochen wird.

Es macht mir nun ganz den Eindruck, als ob diese Monade weder Klebs noch Senn vorgelegen wäre. Speziell der von Senn in seiner zitierten Arbeit eingehend behandelte, braune Organismus weicht von der beschriebenen Monade weit ab, so sehr, daß ich ihn im folgenden, hauptsächlich um ihn gegenüber den andern beiden Monaden leichter benennen zu können, als *Sennia* bezeichne.

Diese von Senn[1] genau beschriebene Form ist viel kleiner als *Nephroselmis*; soweit ich sie sah, — sie kam mir zweimal unter (im Hirschberger Großteiche und ferner in Altwässern der Olsch im Böhmerwalde) — maß sie höchstens 13 μ, meistens aber nur 8—11 μ. Der Periplast war viel zarter als bei *Nephroselmis* und zeigte keine Metabolie. Der Protoplast war schwach bohnenförmig, $1^1/_2$ mal so lang als breit; eine seitliche Ausrandung kam mir fast nie unter. Der Organismus hat eine gerade Vorderseite, in der die Geißeln inserierten und eine stark gewölbte Rückenseite. Zu beiden Seiten war er leicht zusammengedrückt, im optischen Querschnitte leicht eirund. Der muldenförmige Chromatophor war unregelmäßig gelappt, breiter als bei *Nephroselmis*, und kleidete einen großen Teil der Wand aus. Die Farbe war ein helles Braun. Soweit stimmen meine Beobachtungen mit denen Senns völlig überein. Eine Abweichung ergibt die Deutung der Inhaltskörper.

---

[1] Senn, *Oxyrrhis, Nephroselmis* usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII. S. 643.

Senn spricht das rückenständige kugelige Gebilde als Pyrenoid und das unter der Geißelbasis gelegene als Kern an. Mir schien wieder die Sache so, wie bei *Chroomonas* oder den Schwärmern von *Phaeoplax*[1]. Von dem mehr zentral gelegenen Gebilde hoben sich nach Behandlung mit Jod oder schon beim bloßen Absterben, allerdings unregelmäßig, schalenförmige Körper ab, die stärkeähnliche Reaktion zeigten. Das rückständige Gebilde zeigte nie Stärkeagglomeration. Dabei waren die Assimilate oft ungeheuer reichlich vorhanden, füllten oft den ganzen Innenraum aus, so daß ähnliche Bilder, wie sie Senn wiedergibt, zustande kamen. Kontraktile Vacuolen kamen nicht zwei, sondern nur eine zur Beobachtung, knapp über der Insertion der beiden Geißeln, von denen die eine nach vorwärts gerichtet und kürzer, die zweite länger als Schleppgeißel nachgezogen wurde. Die Geißeln inserierten nicht immer genau äquatorial, sondern oft etwas über dieser Stelle. Die nach vorn gerichtete Geißel schien breiter zu sein. Die Bewegung hat Senn in seiner Arbeit genau beschrieben.

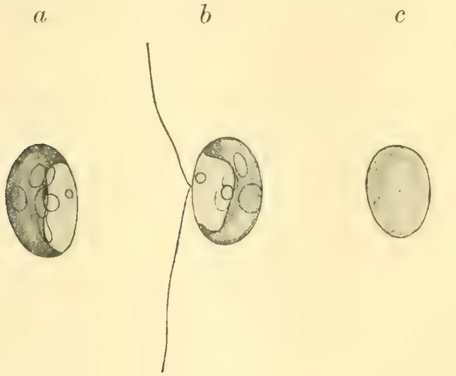


Fig. 2.
Sennia commutata Pascher. *a*, *b*, von der Seite; *c*, von oben.

An einzelnen, größeren Exemplaren schien es mir, als ob eine ganz kleine Querfurche vorhanden sei, die durch die Geißelinsertion hindurch sich nur wenig über die beiden Seitenflächen erstreckte und nicht völlig symmetrisch zur Mediane lag.

Die dritte der braunen Monaden mit seitlicher Geißelinsertion ist die in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft beschriebene *Protochrysis*[2]. Ein ebenfalls mehr minder nierenförmiger Protoplast, der durch eine quer verlaufende Furche in einen gewöhnlich mehr spitz verlaufenden, oft größeren vorderen und breit abgerundeten hinteren Abschnitt zerteilt wird. Ebenso ist auch hier eine deutliche

---

[1] Reinisch, Eine neue Phaeocapsacee. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XXIX. S. 77.

[2] Pascher, Zwei braune Flagellaten. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XXIX. S. 192.

Dorsiventralität vorhanden. Auf der Bauchseite eine deutliche Ausrandung, die durch das Querprofil der Furche noch verstärkt wird. Die Furche läuft ebenfalls nicht symmetrisch über die beiden Seitenflächen. Auf der einen Seite geht sie viel tiefer herab. Die beiden Geißeln entsprechen völlig denen von *Nephroselmis*, die eine etwas breiter nach vorwärts gerichtet, die andre länger, nach rückwärts gewendet. Letztere funktioniert aber noch nicht ausgesprochen als Schleppgeißel. Neben der Geißelinsertion im oberen Abschnitte der Protoplasten befindet sich der rote Augenfleck. Central liegt dasselbe pyrenoidartige Gebilde wie bei *Nephroselmis* und *Sennia*, der Kern aber ist nicht wie bei *Nephroselmis* gegenüber der Geißel, sondern wie bei den meisten Cryptomonaden im unteren Körperabschnitte gelagert. An jungen Exemplaren ist nur ein gelappter brauner Chromatophor, der hier und da Nuancierungen nach rötlich und blaugrün zeigt, vorhanden, bei älteren Exemplaren teilt sich der Chromatophor in zwei Teile, die dann annähernd symmetrisch zur äquatorial verlaufenden Furche sich wandständig über die beiden Abschnitte erstreckend, gelagert sind. Der Periplast ist ungemein zart, nur bei Zusatz wasserentziehender Mittel deutlich erkennbar. Die festen Assimilate ergeben ebenfalls keine reine Stärkereaktion.

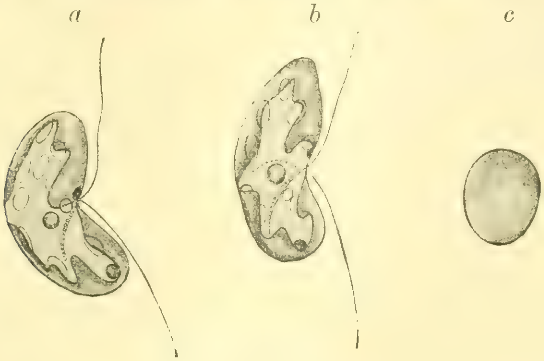


Fig. 3.

Protochrysis phaeophycearum Pascher. *a*, *b*, von der Seite; *c*, von oben.

Demnach stimmt *Protochrysis* weitgehend mit *Nephroselmis* überein. Eine Verwechslung ist jedoch mit Rücksicht auf die differente Form der Protoplasten kaum möglich, ganz abgesehen von den Differenzen im Periplasten, in der Furche, die bei *Nephroselmis* den deutlichen Schlund ausbildet und der verschiedenen Lagerung des Kernes.

So kennen wir derzeit drei verschiedene braune Flagellaten mit seitlichen Geißeln: *Nephroselmis*, *Sennia* und *Protochrysis.*

Vielleicht scheint es angezeigt zur Übersicht die Diagnosen der drei Formen nebeneinander zu stellen.

Sennia.

8—13 μ lang, bis 9 μ breit, bohnenförmig, ohne seitliche Ausrandung, seitlich schwach zusammengedrückt, im optischen Querschnitt eirund. Protoplast an älteren Exemplaren mit zarter eben angedeuteter Querfurche, die von der Bauchseite ausgehend, sich äquatorial über die halben Seitenflächen erstreckt. Periplast zart; keine Metabolie vorhanden. Chromatophor muldenförmig, dorsal gelagert, den größeren Teil der Wand auskleidend. Kern und Pyrenoid annähernd in der Höhe der Geißelinsertion. Kontraktile Vacuole eine. Geißeln ungleich, annähernd in der Mitte der Bauchseite inserierend, die eine kürzere breitere nach vorne, die andere längere als Schleppgeißel nach rückwärts gerichtet.

Einzige Art: *Sennia commutata.*

Syn. *Nephroselmis olivacea* Senn a. a. O.

Bis jetzt beobachtet in Böhmen (Stein), Basel (Klebs, Senn), im Großteiche zu Hirschberg in Böhmen, in Altwässern längs der Olsch im südlichen Böhmerwalde (Pascher).

Protochrysis.

15—17 μ lang, 7—9 μ breit, nieren- bis bohnenförmig, seitlich ausgerandet und ausgekerbt, durch eine äquatorial gelagerte, zur Mediane unsymmetrische Furche in einen vorderen oft größeren, mehr spitzen, und einen basalen abgerundeten Abschnitt geteilt; im optischen Querschnitt kaum seitlich zusammengedrückt. Periplast zart: keine Metabolie. Chromatophor einer, in größeren Exemplaren zwei, wandständig, am Rande mannigfach gelappt, schmal muldenförmig, die Enden bei der Geißelinsertion zusammenneigend. Kern im abgerundeten Basalende. Pyrenoid in der Nähe der Geißelinsertion, central. Kontraktile Vacuolen zwei, im oberen Abschnitte des Protoplasten, in der Nähe der Furche. Geißeln zwei ungleich, die eine nach vorwärts gerichtet, kürzer, die andre längere nach rückwärts gerichtet, letztere noch nicht als typische Schleppgeißel ausgebildet. Beide median äquatorial auf der Bauchseite inserierend.

Einzige Art: *Protochrysis phaeophycearum* Pascher, in »Berichten der deutschen bot. Gesellschaft« — aus Franzensbad.

Nephroselmis.

23 μ lang, 15 μ breit. Protoplast bohnenförmig stark zusammengedrückt, seitlich ausgerandet, im optischen Querschnitte schmal eirund und infolge der äquatorial verlaufenden Furche, die unsymmetrisch zur Mediane, etwas auf die Seitenfläche übergreift, ausgekerbt. Furche central-median zu einem kurzen, etwas nach abwärts gerichteten Schlunde vertieft. Periplast fest, deutlich wahrnehmbar: Metabolie deutlich. Kontraktile Vacuolen zwei über der Furche central gelagert. Pyrenoid ziemlich central in der Höhe der Furche. Kern mehr dorsal, etwas tiefer gelagert. Chromatophor ein bis zwei, nicht breit muldenförmig, wandständig am Rande ausgelappt, ähnlich wie bei *Protochrysis.*

Einzige Art: *Nephroselmis olivacea.* STEIN, Org. der Flagellaten I, Tafel XIX, F. 32—37. BÜTSCHLI, Protozoen. BRONN, Klassen u. Ordng. des Tiereiches I, 2. Abt. BLOCHMANN, Die mik. Tierwelt d. Süßwasser I, 59. WILLE, Nat. Pflanzenfam; Algen, Nachträge, S. 18.

Nun steht noch die Frage offen: Zu welchen Flagellatengruppen gehören die drei besprochenen Gattungen. Die meiste Umstellung hat *Nephroselmis*, eben wegen ihrer Verwechslung mit *Sennia*, erfahren. Von WILLE, KLEBS und in letzter Zeit von SENN zu den Volvocalen (bzw. Chlamydomonadaceae) gestellt, ist ihre Stellung ganz unsicher geworden. Ich glaube nun, daß *Protochrysis* wie *Nephroselmis* bestimmt in die Gruppe der Cryptomonaden gehören. Nur muß die Gruppe der Cryptomonaden anders charakterisiert werden als es bislang zu geschehen pflegte[1]. Ich habe in meiner Arbeit »Über die Beziehungen der Cryptomonaden zu den Algen« den Umfang der Cryptomonaden zu präzisieren gesucht. Sie umfassen nicht bloß Formen mit einem apikalen Schlunde — und gerade dieser scheint von vielen Autoren als charakteristisches Merkmal angesprochen zu werden —, nicht nur bloß Formen mit typischer Stärkeassimilation und beschalten Pyrenoiden, sondern stellen eine recht natürliche von einfachen wenig organisierten Gliedern aus ansteigende Reihe von Flagellaten vor, die mit den hochkompliziert organisierten Formen, die bislang allein als Cryptomonaden aufgefaßt wurden, endigt. Die Cryptomonaden sind als eine vorherrschend braune Flagellatenreihe zu charakterisieren, deren Protoplast typisch dorsiventral gebaut ist. Immer ist eine charakteristische Furche vorhanden, die auf der einen Seite unter der Mitte einsetzt, über das Apikalende hinüberreicht und auf der andern Seite schwach schraubig endigt; die ganze Furche ist mit feinen glänzenden Körperchen ausgekleidet. Bei mittlerer Einstellung sind die beiden Äste dieser Furche zu sehen, entsprechend ihres schraubenartigen Ganges schneiden sie sich im optischen Bilde schief oder stehen winkelig zueinander. Die Chromatophoren sind braun, schlagen aber nicht selten ins Rote oder Blaue um. Die beiden Geißeln sind ungleich, die eine bestimmt, die andre ist diesbezüglich unsicher, bandförmig, doch mit fein ausgezogenem Ende. Derart einfache Cryptomonaden sind die Gattung *Cryptochrysis*, die meist mit *Cryptomonas* verwechselt wurde, die früher zu den Chrysomonaden gestellte *Wyssotzkia* und die Zooxanthellen, soweit sie Cryptomonaden sind, die von SCHAUDINN, WINTER und BRANDT untersucht wurden, und die ich im Gegensatze zu den Zooxanthellen, die nicht den Cryptomonaden angehören, mit dem Namen *Crysidella* zusammengefaßt habe. Hierher gehören auch *Cyanomonas* und *Chroomonas*, die sich morphologisch völlig mit den andern niederen Cryptomonaden decken, aber die blaugrünen bis blauen Farbenvariationen, die bei der andern nur gelegentlich vorkommen, fixiert haben.

---

[1] PASCHER, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XXIX. S. 193.

Zu diesen niederen Cryptomonaden möchte ich auch *Protochrysis* stellen. Die ganze Morphologie spricht dafür: der zarte, einfache Periplast, die Beschaffenheit der Chromatophoren, die ebenfalls hier und da bläuliche oder rötliche Variationen zeigen, das pyrenoidartige Organ, das feste Assimilate liefert, die allerdings noch keine typische Stärkereaktion liefern, doch wohl amyloider Natur sind, und vor allem wieder die für die Cryptomonaden charakteristische mit den glänzenden Körperchen ausgekleidete Furche, und dieselbe Geißelform, die eine — vielleicht auch beide — bandförmig in ein feines Endchen ausgezogen. Nur läuft die Furche nicht mehr apikal, sondern ist herabgerutscht und lagert fast äquatorial, so daß die Geißeln nicht mehr vorne schiefseitlich, sondern typisch lateral inserieren, wobei sich die Richtung der Geißeln geändert hat, die eine nach vorne, die andre nach rückwärts gerichtet ist — eine Differenzierung, die sich aber auch bei andern Cryptomonaden vorbereitet. Wegen all dieser Übereinstimmung ist *Protochrysis* als Cryptomonade anzusprechen.

Nun haben sich aber die Cryptmonaden weiter entwickelt und zwar in einer Weise, wie sie bei den meisten Flagellatengruppen zutrifft. Die meisten Flagellatenreihen, besonders schön zu sehen bei den Crysomonaden, beginnen mit relativ einfach gebauten Formen, besitzen zarte, oft nur angedeutete Periplasten, ein relativ einfaches Vacuolensystem und einen einfach gebauten Kern. Diesen einfachen Anfangsgliedern stehen anderseits Formen gegenüber mit deutlichem, oft derbem und kompliziert gehautem Periplasten, statt der einfachen, pulsierenden Vacuolen ist ein kompliziert gebautes Pusulensystem mit Centralblase und pulsierenden Bläschen vorhanden, oder es bildet sich apikal ein kompliziert gebauter Schlund, der verschieden tief reicht und ebenfalls mit als »Sammel«-Blase dient. Ich habe dies ausführlich in meiner bereits zitierten Arbeit auseinandergesetzt und möchte hier nur auf meine »Chrysomonaden aus dem Hirschberger Großteiche«[1] verweisen, in welcher Arbeit ich diesen Entwicklungsgang sogar für die einzelnen Crysomonadenfamilien nachwies. So beginnen die Chromulinalen, die Crysomonaden mit einer Geißel, mit ganz einfachen Formen wie *Chromulina*, — und enden nach der einen Richtung mit kompliziert gebauten Formen wie *Mikroglena* und *Mallomonas*, deren komplizierte Periplasten und Pusulensysteme unter den Flagellaten in einer Hinsicht einen Höhepunkt darstellen; den niederen Isochrysidalen entsprechen ganz parallel zu den Chromulinalen die völlig wie *Mallomonas* oder *Mikroglena* organisierten Euhymenomonadaceae. Dieselbe Entwicklung scheinen auch die Chloromonaden zu zeigen, und die ganze Gruppe der Eugleninen mit ihren so kompliziert gebauten Periplasten, mit ihren in einzelnen Typen so hochgradig entwickelten, ganz einzigartig dastehenden Schlundeinrichtungen (vgl. *Euglene*, *Urceolus*, *Entosiphon*, *Heteronema* und die andern), — all diese sind doch wohl Entwicklungsparallelismen zu *Mallomonas* und den andern hochdifferenzierten Crysomonaden, wobei wir allerdings bei den Eugleninen die einfachen Formen nicht kennen. Aber nicht bloß in bezug auf Periplasten und Pusulen bzw. Schlundeinrichtung ist diese Entwicklung vor sich gegangen, dieser Entwicklung entspricht auch allem Anscheine nach die Kernorganisation, so daß die erwähnten, abgeleiteten, spezialisierten Formen bereits mannigfach komplizierte Kernstrukturen zeigen, im Gegensatz zum relativ einfachen Aufbau des Kernes bei den niederen Formen.

Dieselbe Entwicklung von relativ einfachen Formen zu Formen mit derberem Periplasten, der mannigfache Struktur zeigt, mit komplizierten Pusulen oder Schlundsystemen, und wahrscheinlich auch mit komplizierter Kernorganisation, zeigen auch die Cryptomonaden. Den relativ einfachen Formen wie *Cryptochrysis*, *Protochrysis* und *Chrysidella* stehen Cryptomonaden gegenüber, deren Furche sich apikal zu einem mehr minder tief reichenden Schlunde eingesenkt hat, der dieselbe Pflasterung mit glänzenden Körperchen zeigt wie die Furche bei den niederen Gattungen, deren Protoplast derb und hochorganisiert ist und deren Kern sicher komplizierter gebaut ist. *Cryptochrysis* und *Chrysidella* einerseits steht gegenüber die komplizierte *Cryptomonas*, deren Arten eine deutliche Weiterentwicklung des Schlundsystemes zeigen, dessen Wandskulptur völlig der Skulptur der Furche entspricht. *Rhodomonas* steht wenigstens in seiner einen Art mit *Rh. baltica* auf der gleichen Entwicklungshöhe, und am weitesten scheinen wieder, wie bei den Eugleninen, die heterotrophen Formen, wie *Cyathomonas*, vor allem aber *Chilomonas*, sowohl in der Ausbildung des Schlundes als auch des Periplasten und Kernes vorgeschritten zu sein. Auch diese höher organisierten Formen zeigen die bandförmige Geißel.

---

[1] Pascher, Chrysomonaden des Hirschberger Großteiches. Monogr. u. Abhandlg. zur intern. Revue der ges. Hydrob. und Hydrogr. Bd. I. S. 7.

In diese zweite Reihe der Cryptomonaden möchte ich nun *Nephroselmis* einstellen; auch hier ist ein mehr differenzierter Protoplast vorhanden und auch bei *Nephroselmis* vertieft sich die wie bei *Protochrysis* äquatorial verlaufende Furche median zu einem deutlichen, wenn auch wenig organisierten Schlunde. Erreicht *Nephroselmis* vielleicht auch nicht die Entwicklungshöhe von *Cryptomonas erosa*, so ist doch die parallele Entwicklungstendenz nicht zu verkennen, ja es scheint *Nephroselmis* zu *Protochrysis* dieselbe Stellung einzunehmen wie *Cryptomonas* zur *Cryptochrysis* oder *Chrysidella*; *Protochrysis* der einfache Typ mit lateraler Geißelinsertion, *Nephroselmis* die vorgeschrittene Stufe dazu, *Cryptochrysis* der einfache Typ mit annähernd apikaler Geißelinsertion, *Cryptomonas* die dazugehörige, zu *Nephroselmis* parallele, abgeleitete Form.

Daß *Nephroselmis* zu den Cryptomonaden überhaupt gehört, das geht aber aus der Form der Geißel, dem Besitze der Furche, abgesehen von den Analogien im Chromatophoren, hervor.

Damit hätten *Nephroselmis* und *Protochrysis* ihre natürliche Stellung erhalten. Schwieriger ist die Sache bei *Sennia*. Und doch möchte ich auch bei *Sennia* an eine Beziehung zu den Cryptomonaden denken. Senn lehnt die Möglichkeit einer solchen Beziehung ab. Doch scheinen mir seine Einwände nicht stichhaltig. Die schlundartige Vertiefung ist nicht, wie Senn zu meinen scheint, für alle Cryptomonaden charakteristisch, gerade die niederen Cryptomonaden besitzen die schlundartige

Vertiefung der Furche noch nicht, erst die abgeleiteten Formen weisen eine solche auf, daher ist auch der Mangel des Schlundes kein Kriterium gegen eine eventuelle Verwandtschaft mit den Cryptomonaden. Auch die Einzahl der Chromatophoren spricht nicht dagegen, einzelne niedere Cryptomonaden besitzen ebenfalls nur einen Chromatophoren, andre haben nach der Teilung einen Chromatophoren, der sich erst später verdoppelt (*Protochrysis*, *Phaeoplax*). Nun ist *Sennia* auch in seiner Symmetrie durchaus nicht ganz mit den Chlamydomonaden übereinstimmend.

Für die vielleicht entferntere Verwandtschaft mit den Cryptomonaden scheinen nun aber doch einige Punkte zu sprechen. Zunächst der Chromatophor, dessen Farbenton in einzelnen Exemplaren genau so nach rot und blaugrün schwankte wie bei den andern Crypto- oder Chrysomonaden. Ferner das Pyrenoid, das ähnliche Assimilatkalotten besitzt, wie die pyrenoidartigen Organe bei vielen Cryptomonaden und Phaeocapsaceen, die auf Cryptomonaden zurückgehen (*Phaeoplax*, *Cryptochrysis*, *Chroomonas*). Dann die beiden ungleichen Geißeln, von denen die nach vorwärts gerichtete ebenfalls bandförmig ist und ein kurzes, ungemein feines Ende besitzt, genau wie alle Cryptomonaden, soweit sie auf die Geißel hin untersucht sind. Nun konnte ich aber bei *Sennia* einigemale deutlich eine feine Furche beobachten; diese Furche war nicht so vollkommen wie bei den andern Cryptomonaden, es fehlte die Körnchenpflasterung, und dann war sie auch viel seichter und kürzer und nur ganz fein strichartig zu bemerken, stimmte aber mit der Furche der Cryptomonaden insofern überein, als ihre beiden Schenkel ebenfalls nicht symmetrisch auf den beiden Breitseiten orientiert waren.

Fassen wir das zusammen, so ergäbe sich aus der Form von Chromatophor, Geißel, Pyrenoid und Furche eine Beziehung zu den Cryptomonaden.

Die Teilung haben weder Senn noch Klebs, auch ich nicht beobachtet. Was Senn als Teilungsstadium abbildet, kann auch in der Weise gedeutet werden, daß sich der Chromatophor ohne Zusammenhang mit einem Teilungsprozeß der Zelle zerlappt hat, ähnlich wie zahlreiche Cryptomonaden in der Jugend nur einen Chromatophoren, im Alter zwei haben.

Nur Stein bildet Teilung ab, die er als Querteilung (nach Willes und Senns Auffassung als Längsteilung) anspricht. Die Sache ist schwer zu entscheiden. Von Cryptomonaden teilt sich nur *Cryptochrysis* im beweglichen, die andern, soweit bekannt, im Ruhezustande. Bei

Cryptochrysis verläuft die Furche noch nicht quer, sondern noch längs über das Apikalende. Die Teilungsebene geht nun quer durch die Furche, so daß jedes Teilungsprodukt den andern Furchenast zu ergänzen hat; ihre Lage entspricht annähernd der Symmetrieebene. Nun rutscht die Furche bei *Protochrysis* und *Nephroselmis* fast bis zur Äquatorialebene herab und liegt dabei völlig unsymmetrisch zur Mediane. Analog zum Teilungsvorgange bei *Cryptochrysis* müßte es hier zu einer schiefen Teilung kommen: die Teilungsebene ginge zwar durch die Stelle der Geißelinsertion, teilt aber den Protoplasten in zwei schiefe Teile, die bei genügend tiefer Durchtrennung des Protoplasten in der Tat die von Stein gezeichneten Bilder geben könnten.

Senn spricht die von ihm untersuchte Monade als Chlamydomonadacee an, und faßt die von Stein gezeichneten Teilungsbilder als typische Längsteilung auf; nach ihm wäre die braune Monade eine Monade vom Typus der Chlamydomonas, die jedoch sozusagen vorne eingedrückt wäre, und deren beide Geißeln sich differenziert hätten zu einer vorderen und einer Schleppgeißel. Dabei bewege sich die Monade nicht mehr in ihrer morphologischen Längsachse, sondern in der Richtung der größeren (der Organismus ist auch seitlich zusammengedrückt) Querachse. Aber auch für den Fall, daß *Sennia* als chlamydomonadenartig aufgefaßt wird, stimmt die Teilungsebene nicht. Bei den zweigeißeligen Chlamydomonaden fällt die Teilungsebene ursprünglich meist mit jener Symmetralebene zusammen, in der die beiden Geißeln liegen.

Nun wäre es aber doch noch möglich, daß echte Querteilung vorkommt wie bei *Oxyrrhis* oder einzelnen Gymnodiniaceen. Aber diese Querteilung erfolgt auch nicht direkt, sondern vorher erleidet der Kern eine Wendung von 90° — Senn beschreibt dies anschaulich für *Oxyrrhis* — rückt daher aus der Längslage in die Querlage, und erst nach der Wendung des Kernes erfolgt die Querteilung des Protoplasten. Das Prinzip der Längsteilung ist also auch in diesen Fällen noch angedeutet. Möglicherweise kommt die von Stein beobachtete Querteilung bei *Nephroselmis* auf diese Weise zustande.

Jedenfalls ergibt sich Eines aber daraus: daß der Teilungsmodus bei abgeleiteten Flagellatentypen, und *Sennia* wie *Nephroselmis* und *Protochrysis* sind ja mehr oder weniger abgeleitet, keine eindeutigen Anhaltspunkte für die Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse mehr bietet. Nun kennen wir die Teilungsvorgänge bei keiner dieser drei Monaden genau. Wir sind daher derzeit fast ausschließlich auf die morphologischen Verhältnisse der ausgebildeten Individuen angewiesen, und die scheinen nur bei *Protochrysis* und *Nephroselmis* bestimmt, bei *Sennia* derzeit vielleicht, doch wahrscheinlich für die Zugehörigkeit zu den Cryptomonaden zu sprechen. Im übrigen darf nicht vergessen werden, daß wir einerseits nur einen ganz kleinen Bruchteil der recenten Flagellaten kennen, anderseits hier gewiß viele verbindende Mittelglieder, mehr vielleicht als bei andern Gruppen, für immer untergesunken sind, so daß alle Versuche sehr abgeleitete, oft fast isolierte Formen, in unsre oft nur ganz künstlich gebildeten Reihen einzuschieben und ihnen damit eine »natürliche« Stellung zu geben, von vornherein nur sehr hypothetischer Natur sein können.

Zusammenfassung.

Wir kennen derzeit drei verschiedene Formen brauner Flagellaten mit seitlicher Geißelinsertion: *Nephroselmis*, *Protochrysis*, *Sennia*. Keine dieser Formen stimmt völlig mit der Steinschen *Nephroselmis* überein, es wurde diejenige der drei Gattungen mit dem Steinschen Namen belegt, die die meiste Ähnlichkeit mit den Steinschen Figuren besitzt. *Nephroselmis* und *Protochrysis* sind typische Cryptomonaden, letztere entspricht dem niederen, erstere dem höheren Organisationstyp dieser Flagellatenreihe. Die von Senn in dieser Zeitschrift behandelte Monade stimmt weder mit *Protochrysis* noch mit *Nephroselmis* völlig überein; die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Monade (*Sennia*) sind nicht völlig geklärt, einige Momente sprechen aber vielleicht doch für eine Zugehörigkeit zu den Cryptomonaden.

Prag, Ende August 1911.

Lysmata seticaudata Risso, als Beispiel eines echten Hermaphroditismus bei den Decapoden.

Von

Th. Spitschakoff

(Villefranche-sur-mer).

Mit 2 Figuren im Text und Tafel V und VI.

I.

Unter den Arthropoden sind uns Beispiele von echtem und beständigem Hermaphroditismus nur als seltene Ausnahmen und zwar nur bei niederen, meist festsitzenden oder parasitisch lebenden Formen bekannt. Und zwar tritt derselbe als Regel zweifellos nur bei der Mehrzahl der Cirripedien[1], bei den Apodidae in der Ordnung der Phyllopoda und bei der kleinen, an Fischen parasitierenden Gruppe Cymothoidae aus der Ordnung der Isopoda auf. Das Auftreten des Hermaphroditismus bei den Cirripedien und Cymothoiden ist leicht verständlich, denn augenscheinlich entsteht und erhält sich die Zwitternatur dieser Formen als nützliche Anpassung an ihre festsitzende oder wenig bewegliche Lebensweise und verhütet ein Aussterben derselben als Folge der völligen Isolierung der Individuen von gleichem Geschlecht.

Unter den Decapoden ist bis heute noch kein einziger richtiger, konstanter Zwitter bekannt, d. h. ein solcher, bei dem sämtliche Individuen der Art Hermaphroditen sind. Allerdings ist diese Erscheinung als gelegentliche Anomalie in dieser oder jener Weise nicht gar so selten. So zählte Bateson (1894) unter 586 Weibchen von *Astacus fluviatilis* 23, Marshall (1902) unter 1000 männlichen *Nephrops norvegicus* 122 Fälle von überzähligen Genitalöffnungen.

Unter den verschiedenen Anomalien dieser Art ist der von Nicholls (1730) beschriebene Fall von völligem, sog. lateralem Hermaphro-

---

[1] Und zwar existieren, trotz des Hermaphroditismus bei den Cirripedien, nach Darwin noch eigentümliche Zwergmännchen, sogenannte Ergänzungsmännchen (complemental males).

ditismus bei *Astacus gammarus* von besonderem Interesse. Bei diesem Hummer war die rechte Körperhälfte sowohl äußerlich, als auch innen weiblich, mit langem, von Eiern strotzendem Ovar, das bis zum zweiten Abdominalsegment herabreichte und mit zur Vulva die normalerweise an der Coxa des dritten Thorakalfußes der rechten Seite ausmündet, gerichtetem Ausführgange (Ovidukt). Die Pleopoden (Abdominalfüße) der rechten Seite waren gleichfalls wie beim Weibchen gebaut. Die linke Körperhälfte des Tieres zeigte einen männlichen Bau und besaß einen völlig ausgebildeten Hoden mit einem an der linken Coxa des fünften Beinpaares ausmündenden Vas deferens. Das linke Pleopod der ersten Paares war zu einem männlichen Kopulationsorgan umgewandelt.

Eigentlich ist unter den bisher beschriebenen Anomalien die eben besprochene der einzige bekannte Fall von echtem Hermaphroditismus bei Decapoden. Mit einem ebensolchen Fall scheinen wir es bei dem von Otto Bürger (1902) beschriebenen Exemplar einer Languste (*Palinurus frontalis*) zu tun zu haben. Leider ist von diesem, in einer Salzlösung aufbewahrten Exemplar nur der Panzer erhalten geblieben, so daß wir von den inneren Organen desselben keine Kenntnis besitzen. Im Gegensatz zu dem von Nicholls beschriebenen Hummer war hier sowohl nach der Lage der Genitalöffnungen, als auch nach dem Bau der Füße, der Abdominalanhänge (Pleopoden) und beider Hälften des Cephalothorax nach die linke Hälfte die weibliche, die rechte die männliche.

Die übrigen bekannten Fälle von Hermaphroditismus bei den Decapoden lassen sich auf zwei Haupttypen zurückführen. Den ersten bilden die Fälle von sog. histologischem Hermaphroditismus, der hauptsächlich bei männlichen Individuen angetroffen wird und von keinerlei bemerkbaren Veränderungen im anatomischen Bau begleitet wird. Herrmann (1890) entdeckte zuerst bei einem Exemplar des Hummers im Vorderabschnitt des Hodens weibliche Eizellen neben völlig ausgebildeten männlichen Geschlechtsprodukten. Dieselbe Erscheinung wurde später erst von la Vallette St. George (1892) und dann von Garnier (1901) beim Flußkrebs beobachtet, bei dem in den Hoden sowohl Ovocyten in verschiedenen Entwicklungsstadien, als auch Übergangsformen zwischen Ovocyten und Spermatocyten angetroffen wurden.

Bemerkenswert sind die Befunde Ishikawas (1891), der bei sämtlichen von ihm untersuchten männlichen Exemplaren von *Gebia major* fand, daß der Vorderabschnitt der Geschlechtsdrüse Spermatozoen, der hintere Eier entstehen läßt, wobei der Übergang zwischen diesen Elementen durch eine sozusagen indifferente Zone vermittelt wird.

In allen diesen Fällen gehen die Eier einer allmählichen Degeneration entgegen, da sie nicht in die Außenwelt gelangen können. Doch sind diese Tatsachen insofern von Interesse, als sie auf die nach Ansicht LA VALLETTE ST. GEORGES vorhandenen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Spermatogonien und Ovogonien hinweisen. Anderseits sind uns jedoch Tatsachen von ganz entgegengesetztem Charakter bekannt, d. h. Fälle von Hermaphroditismus, der nur in den äußeren Kopulationsorganen zum Ausdruck kommt. Solche Fälle wurden hauptsächlich an Weibchen beobachtet und sind von GROBBEN (1878), BERGENDAL (1888—89) und SCHIMKEWITSCH (1889) für den Flußkrebs (*Astacus*) beschrieben worden. Die genannten Autoren beschreiben Flußkrebsweibchen mit Anhängen des ersten Abdominalsegments, die nach dem Typus der entsprechenden Extremität des Männchens entwickelt waren.

Ihrer Andeutung nach analoge Fälle einer Mischung von männlichen und weiblichen Merkmalen im Bau des Postabdomens beim Weibchen gewisser Portunidae (*Neptunus* und *Thalamita*) wurden von PFEFFER (1890) beschrieben.

Ein solcher Hermaphroditismus ist augenscheinlich ein ausschließlich äußerer, wird von keinerlei Umwandlungen in der inneren Organisation begleitet, ebenso wie dies GROBBEN und BERGENDAL zeigten, hat augenscheinlich nicht den geringsten Einfluß auf die Fruchtbarkeit. Wir können diese Fälle deshalb einfach als Übertragung der männlichen Merkmale auf weibliche Individuen ansehen, was an und für sich eine im Tierreich bisweilen nicht seltene Erscheinung darstellt und das Auftreten von sog. »viragines« veranlaßt, wie z. B. die Erscheinung der Hahnenfedrigkeit bei Hühnern[1].

---

[1] Ähnliche Übertragungen der Charaktere des einen Geschlechtes auf das andre bilden häufig die Folge der sogenannten «parasitären Kastrierung» (castration parasitaire de A. GIARD). Wie GIARD (1888) nachweist werden die unter dem Einfluß des Parasiten eingebüßten ursprünglichen Geschlechtscharaktere nach Entfernung desselben während der folgenden Häutungen allmählich wieder hergestellt.

Dass die durch den Parasiten veranlaßten Umwandlungen nicht auf die äußeren Merkmale beschränkt bleiben, sondern bedeutend tiefgehender sind, darauf weisen die von POTTS (1906) beobachteten Tatsachen hin. Er fand erstens, daß bei den von *Peltogaster* infizierten *Eupagurus* die Entwicklung der Gonaden aufgehalten wird, und zweitens, daß in den Hoden bald nach Eindringen des Parasiten Eier auftreten (Über die Resultate der «castration parasitaire», vgl. gleichfalls die Arbeiten von GIARD, HANSEN, SMITH usw.).

Andere Anomalien, die bisweilen als Vermehrung der Geschlechtsöffnungen oder der Ausfuhrgänge, und zwar sowohl bei weiblichen (Desmarest 1848, Benham 1891, Bateson 1894), als auch bei männlichen Individuen (Marshall 1902, Mc Intosh 1904, 1908), oder als Verdoppelung der Kopulationsorgane beim Männchen (Moenkhaus 1902—1904) auftreten, lassen sich wohl kaum derselben Kategorie der Fälle von äußerem Hermaphroditismus zurechnen, um so mehr als die Lage dieser überzähligen Öffnungen keine ganz bestimmte ist. Es existiert übrigens ein Fall, nämlich *Pagurus deformis* (Hilgendorf 1878), wo die Männchen stets weibliche Geschlechtsöffnungen besitzen, was für diese Species sogar als Artmerkmal dient. Da jedoch die inneren Organe dieses Tieres bis heute noch unerforscht sind und anderseits die Weibchen völlig normal, ohne männliche Geschlechtsöffnung und mit Abdominalextremitäten von weiblichem Typus versehen sind, so haben wir auch hier scheinbar keinen Grund einen wahren Hermaphroditismus anzunehmen.

Von bedeutendem Interesse sind für uns jedoch die von gewissen Forschern an den Flußkrebsen der südlichen Halbkugel (Fam. Parastacidae — gen. *Parastacus* und *Cheraps*) und denen Nordamerikas (Fam. Potamobiidae — gen. *Cambarus*) beobachteten Erscheinungen. Diese Krebse zeichnen sich, manche Formen augenscheinlich in der Regel, d. h. also völlig normalerweise und konstant, dadurch aus, daß die augenscheinlich männlichen Individuen außer der Geschlechtsöffnung auf der Coxa des fünften Paares noch gleichzeitig eine ebensolche Öffnung auf der Coxa des dritten Paares besitzen. Martens (1871), der zuerst diese Beobachtung an Exemplaren des australischen *Cheraps plebejus* (an drei Exemplaren von sieben) und von *Parastacus pilimanus* und *P. brasiliensis* machte, weist jedoch darauf hin, daß er keinerlei rudimentäre Eileiter entdecken konnte, woran jedoch auch die vielleicht mangelhafte Konservierung des Materials schuld tragen kann. Faxon bestätigte diese Beobachtung (1881) und wies außerdem (1885) unter allen von ihm untersuchten Flußkrebsen auf vier Exemplare hin (alle gehörten dem gen. *Cambarus* an), welche die Charaktere beider Geschlechter in sich vereinigten. Infolge der mangelhaften Konservierung konnten die inneren Organe leider auch in diesem Falle nicht eingehender untersucht werden. Derselbe Autor fand später (1898), daß bei den höhlenbewohnenden Arten des Gen. *Parastacus* das Vorhandensein beider Paare von Geschlechtsöffnungen (d. h. an dem dritten und vierten Segment) eine völlig normale Erscheinung ist; vier von den fünf von ihm beschriebenen Arten weisen diese Eigentümlichkeit auf. Eine Beschreibung des anatomischen Baues der inneren Organe gibt FAXON jedoch auch hier nicht.

IHERING behauptet gleichfalls (1892), daß alle von ihm untersuchten Exemplare von *Parastacus* (»plusieurs douzaines«), die der Gestalt ihrer Geschlechtsdrüse und dem Vorhandensein eines Vas deferens nach an Männchen gemahnen, dieselbe Eigentümlichkeit besitzen, d. h. Geschlechtsöffnungen gleichzeitig an der Coxa sowohl des fünften, als auch des dritten Paares von Thorakalfüßen aufweisen, und daß ihm keine Weibchen, d. h. Exemplare ohne Öffnung an der fünften Coxa, zu Gesicht gekommen wären. Außerdem schien es diesem Verfasser bei dem von ihm auf den inneren Bau hin untersuchten Exemplar einen vom Vorderende der Geschlechtsdrüse sich zum Coxopodit des dritten Beinpaares hinziehenden feinen Ausführgang entdeckt zu haben. IHERING wagt es jedoch nicht auf der wirklichen Existenz dieses Ausführganges zu bestehen, um so mehr als bei der mangelhaften Konservierung des Materials die histologische Untersuchung desselben nicht die erwünschten Resultate ergab. LÖNNBERG (1898) fand bei eingehenderem Studium der Anatomie von *Parastacus hassleri*, daß, obwohl bei allen Exemplaren sich zu den Öffnungen der dritten und fünften Coxa die entsprechenden Ausführgänge der Geschlechtsdrüsen hinziehen, bei beiden Geschlechtern, die sich durch gewisse äußere Merkmale, so z. B. durch die relative Größe des Abdomens, der Scheren und Antennen, voneinander unterscheiden, nur das eine Paar Öffnungen tatsächlich funktioniert, während das andre geschlossen (closed) bleibt. Trotzdem zeigen beide Ausführgänge ein Lumen und bewahren augenscheinlich ihre entsprechende histologische Struktur (so besitzen die Ausführgänge des fünften Paares eine Ringmuskulatur und bestehen aus Cylinderepithel).

Die Geschlechtsdrüse des Weibchens offenbart keinerlei Spuren von Hermaphroditismus, während unter den Zellen des Hodens Gebilde vorkommen, die lebhaft an junge Eier erinnern. Wie aus dem Obengesagten hervorgeht, ist LÖNNBERG, im Gegensatz zu IHERING, keineswegs geneigt *Parastacus* als Hermaphrodit anzusehen. In bezug auf den obenerwähnten *Cambarus* ist diese Frage noch als offenstehend zu betrachten. Doch zweifellos sind bei diesem Genus hermaphroditische Anomalien außerordentlich häufig. ORTMANN beschreibt in seiner Monographie der Flußkrebse Pennsylvaniens[1] fünf Fälle von Anomalien des Geschlechtsapparates bei *Cambarus*, in denen die äußeren

---

[1] Nach ANDREWS (1909).

Genitalien zum Teil unausgebildet waren und einen mehr oder weniger gemischten Charakter zeigten.

Hay weist in seiner Beschreibung der hermaphroditischen Anomalien bei *Parastacus* und *Cambarus* (1905) auf folgenden außerordentlich eigenartigen Fall hin: ein Exemplar von *Cambarus affinis* mit den äußeren Merkmalen eines Männchens besaß einen umfangreichen Eierstock mit fast reifen Eiern und zwei Eileitern und außerdem an der rechten Seite noch einen kleinen Hoden mit einem Ausführgange, der sich zu der einzigen vorhandenen männlichen Geschlechtsöffnung hinzog. Das Tier produzierte scheinbar außer Eiern auch Sperma.

Kürzlich endlich beschrieb Andrews (1909) ein kleines, augenscheinlich noch nicht geschlechtsreifes Männchen von *Cambarus affinis* mit zwei weiblichen Öffnungen, die jedoch augenscheinlich in keinerlei Beziehung zu den inneren Organen standen und keinerlei funktionelle Bedeutung hatten.

II.

Lysmata (*Melicerta*) *seticaudata* Risso ist eine der häufigsten Krevettenarten des europäischen Mittelmeergestades und den Fischern von Villefranche s. m. und der Umgegend von Nizza unter dem Namen »ligouban rougé«, was im örtlichen Patois soviel wie »rote Krevette« bedeutet, wohlbekannt.

Als Nahrungsprodukt kommt dieser Krebs, einerseits seiner geringen Größe, anderseits seines verhältnismäßig hohen Preises wegen nicht in Betracht, wird jedoch von den Anglern als vorzüglicher Köder außerordentlich hochgeschätzt. Da die Franzosen überhaupt und die Nizzards ganz besonders leidenschaftliche Angler sind, die jeden freien Augenblick bereit sind sich diesem Sport hinzugeben, so besteht in Villefranche s. m. ein regelrechter gewerbsmäßiger Fang von *Lysmata*, um die allwöchentlich Sonntags aus Nizza herbeiströmende Schar von Anglern, die ein paar Stunden ihren Lieblingssport betreiben wollen, zu befriedigen. Es existieren sogar besondere Spezialisten dieses Fanges, die sich ganze Nächte lang, von Samstag auf Sonntag, mit demselben befassen, um des Morgens ihre Beute vorteilhaft an die aus der Stadt eintreffenden Angler zu verkaufen.

Lysmata hält sich stets nahe vom Ufer, in Spalten der von der Brandung zernagten Felsen, dicht bei der Oberfläche auf und scheint unter normalen Bedingungen anderswo nicht vorzukommen. Im Gegensatz zu den meisten andern Krevetten ist diese ein äußerst träges Tier, ein schlechter Schwimmer, der tagsüber seine Höhlen und Spalten in den

Felsen nicht zuverlassen scheint. Gleichfalls im Gegensatz zu den andern Krevetten ist *Lysmata* äußerst scheu und sucht beim Herannahen irgend einer Gefahr so schnell wie möglich seine sicheren Schlupfwinkel wieder auf. Letztere verläßt sie scheinbar nur Nachts auf der Nahrungssuche, und zwar hauptsächlich in stillen Nächten, in denen dann auch der Fang am ergiebigsten ist. Der Fang wird hauptsächlich in stillen Nächten, bei ruhiger See betrieben, wenn fast gar keine Brandung vorhanden ist. Die besten Fangplätze sind Felsblöcke und grosse Steine, die, vom Ufer durch die Gewalt der Brandung losgerissen, die Strandzone bilden. Der Fischer wählt einen der Steine als Sitzplatz und versenkt hier und da zwischen den Steinen mehrere »salabres«, wie dieses primitive, aus einem Drahtstreifen von ca 20 cm im Durchmesser mit einem an ihm befestigten Sack aus grobem Gewebe bestehende Fanggerät heißt. Quer über dem Reifen am Eingange in den Sack wird an einer Schnur oder Draht ein Stückchen Stockfisch oder eine frische Sardine befestigt. Die augenscheinlich eine feine Fühlung habenden *Lysmata* lassen sich vom Köder bald verlocken, und der Fischer braucht seine Fanggeräte bloß abwechselnd vorsichtig herauszuheben, um alle fünf bis zehn Minuten 10—15 Stück zu erbeuten. Auf andre Weise lassen sich die Tiere nicht erbeuten, und es gelingt fast nie ihrer mit Hilfe eines Handnetzes bei den Steinen oder in den Algen habhaft zu werden.

Lysmata besitzt z. T. die Fähigkeit ihre Färbung zu ändern. Bei Tageslicht sind sie rot mit hellen Längsstreifen; nachts treten anstatt der Längs- Querstreifen hervor, doch kommt die Längsstreifung bald wieder zutage, wenn das Tier, auch durch einen Auerbrenner, beleuchtet wird.

Auf das Vorhandensein eines echten Hermaphroditismus als konstante Erscheinung bei *Lysmata* wurde ich folgendermaßen aufmerksam.

Noch im Jahre 1907, als ich mich mit der Spermiohistogenese der Krevetten beschäftigte, erhielt ich von Herrn Dr. N. Koltzoff unter dem von ihm nicht ausgenutzten Material über die Mittelmeerkrevetten zwei Exemplare von Hoden von *Lysmata seticaudata*, die in Sublimat fixiert und in Paraffin eingebettet waren. Beim Studium der Schnitte durch diese Hoden konnte ich in beiden Fällen einen ebensolchen histologischen Hermaphroditismus konstatieren, wie der von Garnier für *Astacus* und von Ishikawa für *Gebia* (vgl. oben) beschriebene. Schon damals nahm dieses eigentümliche Zusammentreffen einer, wie ich damals glaubte, Anomalie bei zwei Exemplaren nacheinander, meine

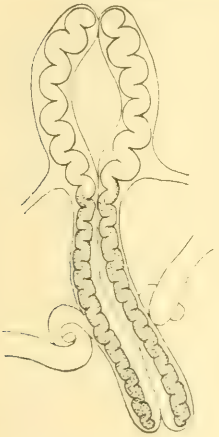
Aufmerksamkeit in Anspruch, doch erst später, bei meiner Übersiedelung an die Mittelmeerküste, bot sich mir die Gelegenheit, diese Erscheinung näher zu untersuchen und vor allem ein umfangreiches, alle Jahreszeiten betreffendes Material zu sammeln. Die Geschlechtsdrüsen der ersten von mir im Oktober des Jahres 1909 untersuchten *Lysmata* erinnerten ihrem äußeren Habitus nach gleichfalls an Hoden, erwiesen sich jedoch beim Studium der Schnitte als mit den von mir früher gesehenen völlig übereinstimmend. Bald stieß ich jedoch auf solche Exemplare, deren Geschlechtsdrüse, trotz des Vorhandenseins der für die Krevetten äußerst charakteristisch an ihrer Abgangsstelle von der Drüse zusammengewundenen und zur Basis des fünften Paares Thorakalfüße hinziehenden Vasa deferentia, an Eierstöcke erinnerte und von nahezu reifen Eiern strotzte. Wie die Schnitte jedoch zeigten, ließ sich auch hier derselbe histologische Hermaphroditismus erkennen. Bald entdeckte ich auch die paarigen Eileiter, die ich anfangs übersehen hatte, und ein eingehendes und aufmerksames anatomisches Studium einer großen Anzahl von Exemplaren (mehr als 400) überzeugte mich endgültig davon, daß *Lysmata seticaudata* sowohl ihrem äußeren, als auch ihrem inneren Bau nach ein echter, typischer Hermaphrodit ist.

Lysmata besitzt zweierlei äußere Geschlechtsöffnungen: ein Paar männliche an der Coxa des fünften Paares von Thorakalfüßen und ein Paar weibliche an der Coxa des dritten Paares. Bei oberflächlicher äußerer Durchmusterung kann man leicht alle *Lysmata*, wenn die Eier noch nicht abgelegt sind, für Männchen halten, da das Geschlecht bei den Krevetten, beim Fehlen irgend welcher sekundärer Geschlechtsunterschiede bei den meisten Arten, hauptsächlich nach der Lage der Geschlechtsöffnungen bestimmt werden muß. Die männlichen Öffnungen sind nicht nach innen gewandt wie die weiblichen und infolgedessen leicht sichtbar und in die Augen fallend, während die an der hinteren inneren Oberfläche der Coxa Stellung nehmenden weiblichen Öffnungen meist wenig bemerkbar sind und es nötig ist, um sie wirklich zu Gesicht zu bekommen, das dritte Beinpaar etwas auseinander und nach vorne vorzuziehen. Von einem solchen Präparat mit auseinander gespreizten Beinen ist die Fig. 1 der Tafel V entworfen.

Sowohl die männlichen als auch die weiblichen Geschlechtsöffnungen liegen in beiden Fällen auf einer unbedeutenden Erhebung der hinteren inneren, der Coxa entsprechenden Seite. An aufgehellten Präparaten läßt sich die etwas zugespitzt ovale Form einer jeden Öffnung deutlich erkennen (die Form eines Schnittes durch eine stark konvexe Linse), doch ist die Öffnung durch eine membranöse Chitinklappe beinahe ganz geschlossen, so daß sie mit der Außenwelt nur durch eine enge, halbmondförmige, der Basis der Coxa zugekehrte Spalte kommuniziert (vgl. Fig. 2 und 3 der Tafel V).

Der innere Bau entspricht völlig dem äußeren.

Die Geschlechtsdrüse (vgl. Fig. 4 der Tafel V) stellt ein in dorsoventraler Richtung zusammengedrücktes birnförmiges Organ dar. Tatsächlich besteht dieselbe aus zwei, von zusammengewundenen Schläuchen gebildeten symmetrischen Hälften. Die Falten dieser Schläuche sind sowohl untereinander, als auch der Länge nach fast völlig miteinander verwachsen mit Ausnahme der Durchtrittsstellen der vom Herzen abgehenden Blutgefäße. Beim jungen Tier (Textfig. 1) ist diese Schlauchstruktur deutlich ausgeprägt, doch später, mit der Ausbildung der Eier, verwachsen die einzelnen Falten vollständig miteinander, und die Geschlechtsdrüse gewinnt den Charakter eines mehr oder weniger kompakten Körpers. Der vordere verbreiterte »Kopf-«Abschnitt der Geschlechtsdrüse ist der weibliche und liefert ausschließlich Eier, während der verengerte hintere oder Schwanzabschnitt der männliche ist und Spermien produziert. Dementsprechend entsendet der Vorderabschnitt ein Paar gerader Eileiter, die sich zu den Öffnungen an den Coxae des dritten Beinpaares hinziehen, während vom Hinterabschnitt in charakteristischen Spiralwindungen, wie bei den Männchen der übrigen Krevetten, die Vasa deferentia entspringen. Der etwas oberhalb der Abgangsstelle der Vasa deferentia geführte Querschnitt dient annähernd als Grenze zwischen männlichem und weiblichem Abschnitt. Doch sind diese Abschnitte nicht scharf voneinander geschieden und an Schnitten läßt sich häufig der allmähliche Übergang von dem einen zum andern verfolgen. Die Fig. 5 der Tafel V stellt einen etwas vereinfachten Frontalschnitt durch einen Teil der Geschlechtsdrüse dar. Beide männlichen Ausführgänge sind durch den Schnitt getroffen. Die vorherrschenden Entwicklungsstadien sowohl dieses Schnittes, als auch des ganzen Organes sind für den weiblichen Abschnitt die schon von Dotterkörnern strotzenden Ovocyten und für den männlichen der Reifung nahe Spermatocyten, die das Lumen der von den Windungen



Textfig. 1.

Geschlechtsdrüse einer jungen *Lysmata*. Der punktierte Abschnitt bedeutet den männlichen Teil. Schwache Vergrößerung.

der obenerwähnten Geschlechtsschläuche gebildeten Follikeln ausfüllen[1]. Der Umstand, daß in der vorliegenden Geschlechtsdrüse, trotzdem in den Ausführgängen[2] völlig reife Spermien vorhanden sind, nirgends Entwicklungsstadien der letzteren zu entdecken sind, findet seine Erklärung darin, daß in den Ausführgängen Spermien der vorhergehenden Brunstperiode zurückbleiben, während aus den von derselben nachgebliebenen (nach Entleerung des »Hodenabschnittes«) Spermatogonien die Spermatocyten sich erst bis zu diesem Entwicklungsstadium haben ausbilden können.

In unmittelbarer Nachbarschaft von dem Follikelepithel und den sog. Basalzellen sitzen stellenweise die sich während junger Entwicklungsstadien voneinander durch nichts unterscheidenden Ovo- und Spermatogonien, die sich jedoch durch ihre mehr oder weniger rundliche Form und die charakteristischen »flockigen« Anordnung des Chromatins an der Kernperipherie (»Spermatogonien mit Krustenkernen«) von den Spermatocyten einerseits und ihre geringere Größe, das Fehlen von Dotterelementen und der so bezeichnenden »Macula germinativa« usw. von den Ovocyten anderseits unterscheiden. Im Ovarialabschnitt des Organs nehmen diese Elemente (die Ovogonien) meist eine centrale Stellung ein, während sie im männlichen Abschnitt (Spermatogonien) ohne besondere Regelmäßigkeit, doch stets in unmittelbarer Nachbarschaft von den Basalzellen, d. h. an der Wandung des Hodenschlauches oder in einer seiner Falten angeordnet sind. Nicht selten gelingt es an Schnitten die Beobachtung zu machen, daß ein und dieselbe Spermatogonien(= Ovogonien-)gruppe sich nach der einen Seite hin zu Eiern, nach der andern zu Spermatozoen entwickelt. Dies beweist selbstredend nicht nur völlig augenscheinlich »die Verwandtschaft zwischen Ovogonien und Spermatogonien«, auf die schon LA VALLETTE (1892) hinwies, sondern die völlige Identität derselben[3].

Der ungefähr auf dem Niveau der obenerwähnten Durchtrittsöffnung der Blutgefäße als anfangs ziemlich breiter, sich jedoch bald verschmälernder Schlauch abgehende weibliche Ausführgang bewahrt weiterhin bis zu seiner Ausmündung in die entsprechende äußere Geschlechtsöffnung annähernd denselben Durchmesser (Fig. 4 der Tafel V). Wie aus dem Querschnitt durch den Ovidukt nahe der Abgangsstelle (Fig. 6 der Tafel VI) ersichtlich, besteht derselbe aus zwei Schichten: einer feinen äußeren, augenscheinlich etwas chitinösen Faserschicht (bindegeweblichen Ursprungs) mit hier und da verstreut liegenden Kernen, und einer inneren, aus einer Lage mehrreihigen Cylinderepithels bestehenden Schicht. In dem verschmälerten Abschnitt des Ovidukts (Fig. 7 der Tafel VI) geht dieses mehrreihige Epithel in gewöhnliches Cylinderepithel über; die dem Lumen des Eileiters zugekehrte Innenseite des letzteren wird von einer ununterbrochenen Cuticularschicht von faseriger Struktur überzogen. Die einzelnen Fäserchen oder Härchen zeigen eine zur freien (inneren) Oberfläche der Zellen senkrechte Richtung und erinnern auf den ersten Blick an Flimmerepithel. Eine eigenartige Struktur läßt sich an der Berührungsfläche der Epithel- und der faserigen Schicht erkennen. Bei starken Vergrößerungen gewinnt man den Eindruck, als wenn feine Verzweigungen von Fasern der letzteren in die Basis der Zellen der inneren Schicht eindringen, um sich hier noch weiter zu verzweigen und sich zu einem eigenartigen Netz zu verflechten (vgl. Fig. 8 der Tafel VI). Da dieses Netzgeflecht sich mehr den Berührungsstellen der Nachbarzellen nähert, sich gewissermaßen zwischen dieselben einkeilt und die Basis einer jeden Zelle umspannt, so muß dasselbe wohl, wie mir scheint, als Skeletbildung der Zellen betrachtet werden, die dem ganzen Epithel die nötige Resistenz verleihen. Bei dem im Verhältnis zu dem Umfang der reifen Eier geringen Durchmesser des Oviduktlumens kann ihm leicht eine rein mechanische Bedeutung zukommen, d. h. dank seiner Elastizität wirkt dasselbe der Deformation der Epithelschicht beim Durchgang des Eies entgegen.

---

[1] Darauf, daß in den Hoden der Krevetten meist das eine oder andre Entwicklungsstadium das vorherrschende ist, wies ich bereits in meiner vorhergehenden Arbeit im Arch. f. Zellf., Bd. III, 1909, S. 10, hin.

[2] Bei den Krevetten dienen dieselben, ebenso wie auch bei den andern Decapoden, als Samenbehälter (Samenblase).

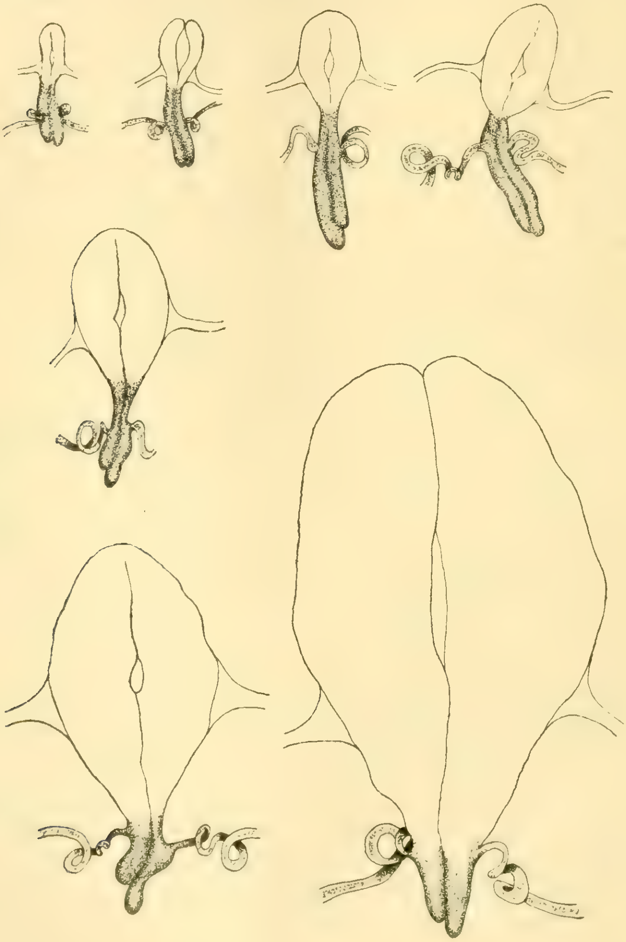
[3] Eine eingehendere Behandlung dieser Frage im Zusammenhang mit der Geschichte der Geschlechtselemente von *Lysmata* überschreitet natürlich bei weitem den Rahmen der vorliegenden Arbeit.

Der männliche Ausführgang verläßt den verengten Teil der Geschlechtsdrüse ungefähr an der Grenze des männlichen und weiblichen Abschnittes derselben. Er entspringt als äußerst feiner Schlauch, verbreitert sich dann etwas und bewahrt weiterhin fast bis zum Schluß denselben Durchmesser. Kurz vor seiner Ausmündung in die äußere Geschlechtsöffnung an der Coxa des fünften Paares erweitert sich der Schlauch zu einer unbedeutenden Aufblähung, die bei den Krevetten meist als Ductus ejaculatorius bezeichnet wird, und entsendet hier an der Seite einen dem Inneren des Körpers zugekehrten blinden Fortsatz (Fig. 4 der Tafel V), der sich nach oben und zurück, der ursprünglichen Richtung des Ausführganges entgegen, hinzieht und zusammen mit jenem von einer gemeinsamen Muskelscheide eingehüllt wird.

An seiner Abgangsstelle von der Geschlechtsdrüse wird der Samenleiter, der von außen wie der Ovidukt von einer außerordentlich feinen faserigen, kernführenden Decke überzogen ist, fast ausschließlich von einer Schicht länglicher cylinder- und kelchförmiger Drüsenzellen gebildet und besitzt ein kreisrundes Lumen; etwas weiter wird das Drüsenepithel jedoch am größten Teil der inneren Fläche des Samenleiters erst von gewöhnlichem Cylinderepithel (Fig. 9 der Tafel VI), weiterhin von kubischem (Fig. 10 der Tafel VI) und endlich von flachem einschichtigem Epithel ersetzt. Die Drüsenzellen bleiben der ganzen Länge des Schlauches nach nur in Gestalt eines aus mehreren (12—15) Längsreihen keilförmig zugespitzter und auf Querschnitten mit ihrer Basis fächerförmig zusammenlaufender Zellen bestehenden Walles erhalten. Diese wallartige Erhebung ragt in das Lumen des Schlauches hinein und verleiht demselben eine im Querschnitt halbmondförmige Gestalt. Dieselbe zieht sich der Innenwandung (die den inneren Körperorganen zugekehrte) entlang bis hart an den obenerwähnten blinden Fortsatz und setzt sich hier an der Innenseite der dem Samenleiter zugekehrten Wandung desselben fort (Fig. 11 der Tafel VI). Im Innern des Fortsatzes nehmen die Drüsenzellen einen etwas von dem ursprünglichen abweichenden Charakter an; sie nehmen an Größe und Breite zu, und eine jede besitzt an ihrem freien Ende eine von einem durchsichtigen und schwach färbbaren Secret angefüllte Vacuole. Gleichzeitig verdrängen die Drüsenzellen allmählich die Zellen des die innere Fläche des Ausführganges auskleidenden flachen Epithels und treten an deren Stelle, so daß die Innenfläche des Blindsacks zuletzt ausschließlich aus den ersteren besteht (Fig. 12 der Tafel VI).

Sowohl an seiner Abgangsstelle, als auch seiner ganzen Länge nach wird der Ausführgang von außen von einer feinen, bald beinahe strukturlosen, bald schwach faserigen Bindegewebsscheide mit hier und da verstreuten Zellkernen umhüllt. Etwas oberhalb der Berührungsstelle des Schlauches (Vas deferens) mit dem blinden Ende des erwähnten drüsigen Fortsatzes tritt an Stelle dieser Scheide eine andre, kompaktere, aus einer Schicht quergestreifter Ringmuskelfasern bestehende Scheide, die weiterhin sowohl den Schlauch und seinen Blindsack, jeden für sich als auch beide zusammen, in eine gemeinsame Hülle einbettet.

Der fast an der Abgangsstelle des Ausführganges seinen Anfang nehmende drüsige Wall sondert ein Secret ab, welches sich mit den Spermien vermengt und dieselben zu besonderen wurstförmigen Gebilden, denen die Bedeutung von Spermatophoren zukommt, zusammenklebt (cf. Ehrenbaum 1890 und meine Arbeit 1909) und anderseits vielleicht die Fortbewegung des Spermas im Vas deferens fördert. Der bei den meisten Krevetten überhaupt scheinbar fehlende Blindsack[1] sondert ein leichtflüssigeres Secret ab, welches augenscheinlich eine gewisse Erweichung der wurstförmigen Spermienmasse und die Ausführung derselben bezweckt, und kann, analog den kompli-



Textfig. 2.

Geschlechtsdrüsen erwachsener (geschlechtsreifer) *Lysmata.* Vergr. 4.

---

[1] Ein ähnlicher Fortsatz, wurde von Grobben (1878) für *Virbius viridis* beschrieben und existiert, nach Wollebaecks 1908 Abbildungen zu urteilen, auch bei *Pandalus borealis* und *P. leptoceros.*

mentären Drüsen der höheren Tierformen, als »Prostata« bezeichnet werden.

Wie aus der obigen Beschreibung hervorgeht, haben wir es bei *Lysmata seticaudata* mit einem vollständigen und, soviel man auf Grund der Untersuchung von mehr als 400 Exemplaren urteilen kann, konstanten Hermaphroditismus zu tun. Bei jungen Exemplaren gelangen zuerst die männlichen Geschlechtsprodukte zur Entwicklung und Reife und erst späterhin die weiblichen, so daß der Hermaphroditismus ein protandrischer genannt werden muß. Infolgedessen kann bei jungen, schon völlig männlich geschlechtsreifen Tieren, die Geschlechtsdrüse, dank der ungenügenden Entwicklung des weiblichen »Kopfabschnittes«, eine sehr geringe Größe haben. Anderseits zeigt bei erwachsenen Exemplaren während der Eireife und Ablage der weibliche Teil eine vorherrschende Ausbildung und die Geschlechtsdrüse kann sich dann durch ungeheure Dimensionen auszeichnen. Eine Reihe von Übergängen zwischen diesen beiden Extremen ist, bei ein und derselben Vergrößerung, auf der Textfig. 2 dargestellt. Der dunklere Teil stellt den männlichen, der weiße den weiblichen Abschnitt dar.

Die Eiablage findet im Frühjahr und Sommer statt, so daß vom April bis Juli inkl. alle erwachsenen *Lysmata* Eier mit sich tragen. Ein jedes Individuum legt nicht weniger als zweimal während dieser Zeit Eier, so daß unmittelbar nach Ausschlüpfen der ersten Jungen (Larven) gewöhnlich eine zweite Eiablage erfolgt[1]. Das Ausschlüpfen der Jungen wurde von mir im Mai, und besonders intensiv um Mitte Juli beobachtet. Dieser Prozeß steht mit der Häutung des Muttertiere in engstem Zusammenhang und findet folgendermaßen statt. Kurz vor Ausschlüpfen der Brut oder mehrere Stunden vorher hört das Muttertier auf herumzuschwimmen, macht es sich auf irgend einem Stein oder einer Wasseralge bequem und schlägt sein Abdomen unter die Brust ein. Dann »springt« das Tier mit einem plötzlichen Ruck aus dem im Integument an der Rückenseite, an der Grenze zwischen Abdomen und Cephalothorax, entstehenden Riß der alten Haut heraus. Dabei bleibt die ganze Brut mit der alten Haut des Muttertieres in Verbindung und schlüpft im Laufe der auf die Häutung folgenden Stunden aus. Nach erfolgter Eiablage ist der ganze peripherische Teil des weiblichen Abschnittes der Geschlechtsdrüse entleert, und meist bleiben in der Mitte nur die Ovogonien und die jungen Ovocyten in dem der Dotterbildung vorhergehenden Stadium erhalten. Die zufällig nicht abgelegt bleibenden Eier (bisweilen bleiben ein bis zwei Eier im weiblichen Abschnitt zurück) und die schon dotterführenden Ovocyten, deren Entwicklung verspätet ist, und welche infolgedessen ihre Reife vor Abschluß der Eiablage nicht erreicht haben, degenerieren früher oder später.

---

[1] Die Fig. 5 der Tafel V wurde nach der Geschlechtsdrüse eines Exemplars entworfen, an dessen Abdominalfüßen schon die Eier der ersten Ablage befestigt waren. Wie das auf dem betreffenden Schnitt vorherrschende Entwicklungsstadium der Eier zeigt, mußten sie in Bälde abgelegt werden. Die im Aquarium lebenden *Lysmata*, die mit schon abgelegten Eiern gefangen waren, legten nach Ausschlüpfen der Brut aus den letzteren, bald von neuem welche.

Die Frage, ob bei *Lysmata* irgendwann eine Selbstbefruchtung stattfindet, kann ich, infolge des Fehlens von direkten Beobachtungen, nicht definitiv beantworten. Doch scheint mir diese Erscheinung neben einer Kreuzbefruchtung durchaus möglich, denn ich hatte Gelegenheit bei dieser Krevettenart unmittelbar nach der Eiablage die reifes Sperma absondernden geöffneten männlichen Geschlechtsöffnungen zu beobachten. Außerdem muß bei der Lösung dieser Frage noch der Umstand in Betracht gezogen werden, daß das Vas deferens unter allen Umständen stets die obenerwähnten reifen Spermienmassen enthält.

Noch schwerer ist es eine Antwort auf die Frage zu finden, wodurch sich das Auftreten des Hermaphroditismus bei *Lysmata* erklären läßt, während doch diese Erscheinung unter den andern Vertretern der Macrura Natantia (Caridae) selbst als zufällige Mißbildung nie angetroffen wurde und, meines Wissens, überhaupt bei den Decapoden kein einziger zweifelloser Fall, in dem der Hermaphroditismus als konstante Erscheinung auftritt, bekannt ist[1]. Das Auftreten des Hermaphroditismus bei verschiedenen Tiergruppen bringt J. SCHAPIRO (1902, 1903) mit einer in diesen Fällen stets vorhandenen Rückbildung der Organisation in Zusammenhang. In der größten Mehrzahl der Fälle trifft dies in der Tat zu. Wenden wir diesen Standpunkt für unsern speziellen Fall an, so liegt die Rückbildung von *Lysmata* möglicherweise darin, daß sie im Vergleich zu andern Krevetten langsam und träge herumschwimmt und sich überhaupt durch ihre geringe Beweglichkeit auszeichnet. Da sie nicht imstande ist gegen die Brandung anzukämpfen, in deren Zone sie lebt, so ist sie genötigt sich in den Felsspalten zu verbergen (infolgedessen sie in kleinen Gruppen lebt) und wohl kaum imstande ist sich auf bedeutendere Strecken von ihrem Aufenthaltsort zu entfernen. Unter solchen Existenzbedingungen, in denen stets eine längere Isolierung z. B. bei schlechtem Wetter, das bisweilen ziemlich lange anhält, von Individuen ein und desselben Geschlechtes drohen kann, könnte dieser Hermaphroditismus eine außerordentlich zweckmäßige Anpassung zur Erhaltung der Art sein.

---

[1] Der Einfluß der parasitischen Kastrierung kommt bei *Lysmata*, wenn wir die Ausnahmslosigkeit der Erscheinung in Betracht ziehen, natürlich gar nicht in Frage, umsomehr als ich nur einmal einen Parasit (*Phryxus* sp. ?) entdecken konnte, der an den Abdominalextremitäten haftete und vielleicht zufällig vorhanden war. Überhaupt konnte ich kein einziges Mal, außer dem eben erwähnten, die an andern Krevetten so häufigen Bopyrinae (z. B. *Gyge branchialis* usw.) an *Lysmata* entdecken, trotzdem ihrer vom Oktober 1909 doch gewiß über 1000 von mir durchgesehen wurden.

Es wäre natürlich interessant zu wissen, ob *Lysmata* wirklich das einzige Beispiel eines echten und konstanten Hermaphroditismus bei den Decapoden ist. Wie ich oben bereits erwähnte, wurde bis heute noch kein einziger zweifelloser Fall eines solchen beschrieben. Noch ist diese Erscheinung bei den Parastaciden, trotz der Argumente LÖNNBERGS, für mich doch noch fraglich. Zugunsten ihrer Getrenntgeschlechtlichkeit führt der Autor erstens die äußeren Merkmale (relative Größe des Abdomens, der Scheren und Antennen) und zweitens den Umstand an, daß bei jedem Exemplar in der Tat das eine der beiden Öffnungspaare stets geschlossen ist.

Doch scheint es mir, daß, ehe wir aus diesen beiden Tatsachen auf die Getrenntgeschlechtlichkeit von *Parastacus* schließen können, wir noch folgende Erwägungen in Betracht ziehen müssen: FAXON wies nach (1884), daß der eigenartige, bei den Männchen von *Cambarus rusticus* und *propinquus* vorhandene Dimorphismus zu der Häutung in Beziehung steht, so daß ein und dasselbe Individuum im Laufe seines Lebens bald die eine, bald die andere Gestalt annimmt[1]. Weiter weist GIARD (1888) darauf hin, daß bei *Pagurus*, wenn derselbe von dem kastrierenden Parasiten (*Phryxus*) befreit worden ist, während der folgenden Häutungen die verloren gegangenen männlichen Merkmale allmählich wiederkehren. Stellen wir diese Tatsachen einerseits den Befunden LÖNNBERGS, anderseits dem oben besprochenen Zusammenhang zwischen dem Ausschlüpfen der Brut und der Häutung gegenüber, so scheint mir der Sachverhalt ein etwas anderer zu sein, und zwar ändert *Parastacus* sein Geschlecht scheinbar von Zeit zu Zeit während der Häutungen, nach denen die Öffnungen des augenblicklich nicht funktionierenden Geschlechtes sich schließen und einige äußere Organe diese oder jene das betreffende Geschlecht charakterisierenden Umwandlungen erfahren. Natürlich ist dies nur eine Voraussetzung, die sich dank dem Fehlen genauer, eine lange Zeitdauer umfassenden Beobachtungen an denselben Individuen ebenso schwer beweisen wie widerlegen läßt, und die ich hier nur anführe, um zu zeigen, wie weit die Frage von der Getrenntgeschlechtlichkeit von *Parastacus* noch von ihrer Lösung entfernt ist.

---

[1] Die sogenannte »erste Form« *Hagens*, bei welcher die männlichen Merkmale stärker ausgeprägt sind, ist meistens der Fortpflanzungsperiode angepaßt, weshalb FRITZ MÜLLER (1884) derselben die Bedeutung eines Hochzeitskleides beilegt.

Villefranche sur mer, September 1911.

Literatur.

1. E. A. Andrews, A Male Crayfish with some female organs. The American Naturalist. Vol. XLIII. August 1909.
2. Bateson, Materials for the Study of Variation, London 1894.
3. W. Benham, Note on a couple of abnormities: Astacus fluviatilis, doubling of femine genital pores. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. Ser. Vol. VII. 1891.
4. D. Bergendal, Männliche Copulationsorgane am ersten abdominalen Somite einiger Krebs-Weibchen. Öfvers. Kongl. Vetensk. Akad. Forhandl. XLV, Nr. 5. 1888.
5. — Über abnorme Formen der ersten abdominalen Anhänge bei einigen Krebsweibchen. Bihang till konigl. Vetensk. Akad. Handl. XIV. Nr. 3. Stockholm 1888.
6. — Neue Beobachtungen über die Formvariation der ersten abdominalen Anhänge bei Krebsweibchen. Bihang till kongl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. XV. Nr. 5. 1889.
7. J. E. V. Boas, Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. Vidensk. Selskab. Skrifter. 6. Raek. 1. Bind. Kopenhagen 1880.
8. Otto Bürger, Ein Fall von lateralem Hermaphroditismus bei Palinurus frontalis M. E. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXI. 1902.
9. — Un caso de hermafroditismo lateral en la Langosta de Juan Fernández (Palinurus frontalis). Santiago de Chile. 1904.
10. E. Desmarest, Note sur la disposition anormale des organes génitaux, observée dans l'Astacus fluviatilis. Revue Zoolog. de la Soc. Cuvier 1848. Annales de la Soc. entom. de France. 2. sér. VI. 1848.
11. E. Ehrenbaum, Zur Naturgeschichte von Crangon vulgaris Fabr. Berlin 1890.
12. A. L. Ewing, A hermaphroditic crab. Amer. Natur. Vol. XIX. 1885.
13. W. Faxon, On some Crustacean deformities. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harv. Coll. Vol. VIII. Nr. 13. Cambridge, Mass., 1881.
14. — The so-called dimorphism in the genus Cambarus: a) Silliman's Amer. Journ. of Science. 3. ser. XXVII. — b) Annals Mag. Nat. Hist. 5 Ser. XIII. 1884.
15. — A revision of the Astacidae. Part. I. — The genera Cambarus and Astacus. Mem. Mus. of Comp. Zoöl. at Harv. Coll. Vol. X. — Cambridge, Mass., 1885.

16. W. Faxon, Notes on North American Crayfishes family Astacidae. Proceed. of the U. St. Nat. Mus. Vol. XII. Washington 1890.

17. — Observations on the Astacidae in the U. S. Nat. Mus. and in the Mus. of Comp. Zoöl. with. descriptions of new species. Proc. of U. S. Nat. Mus. Vol. XX. 1898.

18. Ch. Garnier, Hermaphroditisme histologique dans le testicule adulte d'Astacus fluviatilis. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LIII. 1901.

19. A. Giard, De l'influence de certains parasites rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte. Compt. rend. de l'acad. des Sciences C. III. 1886.

20. — La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés décapodes. Bull. Scientifique du nord de la France. 2. sér. X. année 1887. — Ann. Mag. of Nat. Hist. 5. Sér. XIX. 1887.

21. — Sur la castration parasitaire chez l'Eupagurus bernhardus Linné et chez la Gebia stellata Montagu. Comp. rend. de l'acad. d. Sciences CIV. 1887. — Ann. Mag. Nat. Hist. 5. Sér. XVIII. 1887.

22. — Sur les parasites Bopyriens et la castration parasitaire. C. R. Soc. de Biol. Paris. Sér. 8. T. IV. 1887.

23. — Sur la castration parasitaire chez les Eukyphotes des genres Palaemon et Hippolyte. C. R. de l'acad. des Sciences CVI. — Ann. of Nat. Hist. 6. Sér. I. 1888.

24. — La castration parasitaire, nouvelles recherches. Bull. scientifique de la France et de la Belgique. 3. Sér. I. 1888.

25. A. Giard et J. Bonnier, Contributions à l'étude des Epicaridés. Bull. Sc. de la France et de la Belgique. T. XXV. 2. P. 1895.

26. C. Grobben, Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Decapoden usw. Arb. aus dem Zool. Inst. zu Wien. Bd. I. 1878.

27. W. de Haan, Crustacea in: Ph. F. Siebold, Fauna Japonica sive descriptio animalium etc. Lugduni Batavorum 1833—1842.

28. H. J. Hansen, The Choniostomatidae a family of Copepoda parasites on Crustacea Malacostraca. Copenhagen 1897.

29. W. P. Hay, Instances of hermaphroditism in Crayfishes. Smithson. Misc. Coll. Washington. Vol. XLVIII. 1905.

30. G. Hermann, Note sur la structure et le développement des spermatozoïdes chez les Décapodes. Bull. Scientif. de la France et de la Belgique. Vol. XXII. 1890.

31. F. Hilgendorf, Über einige auffallende Bildungen an den Crustaceengattungen Heterograpsus, Alpheus und Pagurus. Sitz-Ber. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin. 1878.

32. H. Ihering, Parastacus. Congrès international de Zoologie. Deuxième session à Moscou du 10/22 août 1892. II. Partie. Moscou 1903.

33. C. Ishikawa, On the formation of eggs in the testis of Gebia major De Haan. Zool. Anzeiger. 14. Jahrg. 1891.

34. E. Lönnberg, Some biological and anatomical facts concerning Parastacus. Zool. Anz. XXI. Bd. 1898.

35. F. H. A. Marshall, On variation in the number and arrangement of the male genital appertures in the Norway Lobster (Nephrops norvegicus). Proc. Z. Soc. London. Vol. I. 1902.

36. E. v. Martens, Über Süßwasserkrebse von Adelaide. Sitzungsberichte d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin. Januar 1871.

37. D. C. Mc. Intosh, On variation in the number and arrangement of the male genital apertures and on the proportion of the sexes in the Norway Lobster (Nephrops norvegicus) Proc. Cambridge Phil. Soc. Vol. XII. 1904.

38. — Variation on the Norvay Lobster (Nephrops norvegicus). Proc. R. Physic. Soc. Edinburgh. Vol. XVII. 1908.

39. W. J. Moenkhaus, An extra pair of appendages modified for copulatory purposes in Cambarus viridis. a) Indiana Univ. Bull. Vol. I. 1904. — b) Proc. Indiana Acad. 1902.

40. Fritz Müller, Die Zwiegestalt der Männchen der nordamerikanischen Flußkrebse. Kosmos. Bd. XIV. 1884.

41. F. Nicholls, An account of the hermaphrodite Lobster, presented to the Royal Society by Mr. Fisher. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. of London. Vol. XXXVI. Nr. 413. 1730.

42. A. Ortmann, Die Decapoden-Krebse des Straßburger Museums. 4. und 5. Teil. Zool. Jahrb., Abt. Syst. Bd. VI. 1892.

43. — Monograph on the crayfishes of Pennsylvana (siehe E. Andrews, 1910. S. 465).

44. G. Pfeffer, Über einen Dimorphismus bei den Weibchen der Portuniden. Jahrb. d. Hamburger Wissensch. Anstalten VII. 1890.

45. F. A. Potts, The modification of the sexual characters of the Hermit crab caused by the parasitic Peltogaster (castration parasitaire of Giard). Quart. Journ. Micr. Sc. Nr. 200. New. Ser. Vol. L. p. 4. 1906.

46. J. Schapiro, Über Ursache und Zweck des Hermaphroditismus, seine Beziehungen zur Lebensdauer und Variation usw. Biol. Centralbl. Bd. XXII. 1902.

47. W. Schimkewitsch, Über einen Fall von äußerem Hermaphroditismus beim Fluskrebs. Travaux de la Soc. natural. de St.-Pétersbourg. Sect. Zool. Vol. XX. (Protokoll 1888.) St.-Pétersbourg 1889.

48. G. W. Smith, Sex in the Crustacea with special reference to the origin and nature of hermaphroditism. Rep. 77 Meet. Brit. Ass. Adv. Soc. 1908.

49. Th. Spitschakoff, Spermien und Spermiohistogenese bei Cariden. Arch. f. Zellforsch. Bd. III. p. 10. 1909.

50. A. v. la Valette St. George, Über innere Zwitterbildung beim Flußkrebs. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIX. 1892.

51. Alf. Wollebaeck, Remarks on Decapod Crustaceans of the North Atlantic and the Norvegian Fiords. Bergens Museum Aarbog Nr. 12. 3. Heft. 1908.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung:

ov, weibliche (Ovarial-) Abteilung;
ts, männliche (Hoden-) Abteilung;
od, Eileiter; *vd*, vas deferens; *d.e*, ductus ejaculatorius; *coec.gl*, drüsiger Blindsack (Prostata);
gl, Drüsenwulst;
mus, musculöse Scheide am distalen Ende des männlichen Ausführungsganges;
Sp, Spermien; *Spg*, Spermatogonien; *spc*, Spermatocyten; *Ovg*, Ovogonien; *Ovc*, Ovocyten.

Tafel V.

Fig. 1. Thorax von *Lysmata* mit der Basis der von ihm abgehenden Schreitfüße. Die Lage der männlichen und weiblichen Öffnungen ist durch ♂ und ♀ angegeben. (Gekocht in Ätzkali, dekalziniert, mit Pyrogallol gefärbt.) Vergrößerung 12,5 mal.

Fig. 2. Basis des 5, Fig. 3 des 3. Paares der Schreitfüße eines und desselben Individuums mit Öffnungen auf ihren Coxalgliedern. Behandlung wie in Fig. 1. Vergr. 16mal.

Fig. 4. Geschlechtsdrüse von *Lysmata* mit Ausführungsgängen. Vergrößerung 7,5mal.

Fig. 5. Frontalschnitt durch die Geschlechtsdrüse von *Lysmata* an der Grenze der männlichen und weiblichen Abteilung. Sublimat — Hämalaun — Orange. Vergr. 100. (Etwas schematisiert.)

Tafel VI.

Fig. 6. Querschnitt des Oviductes an seiner Abgangsstelle von der Geschlechtsdrüse. Sublimat-Hämatein I A. n. Apathy. Vergr. 140.

Fig. 7. Querschnitt ungefähr in der Mitte des Oviductes. Sonst wie Fig. 6.

Fig. 8. Teil eines Querschnittes durch den mittleren Teil des Oviductes bei 1100facher Vergr. Sublimat — Eisenhämatoxylin — Mucicarmin.

Fig. 9. Querschnitt durch das Vas deferens bei seiner Abgangsstelle. Sublimat — Hämalaun — Kongo R. Vergr. 140.

Fig. 10. Querschnitt durch den mittleren Teil desselben. Behandlung und Vergrößerung wie in Fig. 9.

Fig. 11. Teil eines Querschnittes durch den männlichen Ausführungsgang und den Blindsack an der Abgangsstelle des letzteren. Sublimat — Hämalaun — Orange. Vergr. 140.

Fig. 12. Querschnitt durch das Vas deferens und den drüsigen Blindsack an der Stelle, wo sie parallel zueinander verlaufen. Hämalaun — Orange. Vergr. 140.

Über die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel.

II.

Von

Richard Vogel
(Tübingen).

Mit 8 Figuren im Text und Tafel VII und VIII.

Einleitung.

Nachdem im ersten Teil meiner Untersuchung die Innervierung der Schmetterlingsflügel sowie die auf denselben vorkommenden Sinnesorgane (Sinneskuppeln, Sinnesschuppen und Randadersinneshärchen) hinsichtlich ihres Baues und ihrer Verbreitung beschrieben wurden, sollen im vorliegenden zweiten Teil die von mir an der Basis der Vorder- und der Hinterflügel der Schmetterlinge aufgefundenen Chordotonalorgane einer anatomisch-histologischen Untersuchung unterzogen werden.

Im Anschluß an diese sollen einige allgemeine Bemerkungen über Verbreitung und mutmaßliche Funktion der Chordotonalorgane folgen.

Die Chordotonalorgane liegen sehr versteckt im Innern der Flügelbasis, und ich habe sehr lange Zeit gebraucht, um über ihre Innervierung und Lage volle Klarheit zu bekommen. K. Guenther und H. H. Freiling, welche Autoren sich zuletzt mit den Nerven und Sinnesorganen der Schmetterlingsflügel befaßt haben, haben sie gänzlich übersehen. Es lag dies daran, daß beide Autoren sich nicht genügend Rechenschaft von der Verzweigung der Nerven an der Flügelbasis gegeben haben.

Wenn nun auch der Nachweis des Vorkommens von Chordotonalorganen an der Basis der Schmetterlingsflügel neu ist, so muß doch gleich bemerkt werden, daß bereits in zwei andern Insektenordnungen solche Organe an der homologen Stelle wie bei den Schmetterlingen gefunden wurden, nämlich bei den Dipteren an der Basis der Schwinger, bei den Coleopteren an der der Hinterflügel. Die Tatsache, daß sich Chordotonalorgane an der Flügelbasis dieser drei doch nicht gerade eng zusammengehörenden Insektenordnungen finden, drängt uns unwillkürlich die Frage auf: Kommen diese Organe an der Flügelbasis nicht allen Insekten zu? Es ist jedoch hier noch nicht meine Absicht, diese Frage von großem vergleichend-anatomischem Interesse zu beantworten, ich möchte vielmehr zunächst — statt eines bloßen Nachweises des Vorkommens unsrer Organe in den einzelnen Insektenordnungen — möglichst vollständige Einzeluntersuchungen anstellen, die ja dann dem Vergleich eine um so sichere Grundlage geben.

Es sei jetzt kurz das bisher über die Chordotonalorgane an der Basis der Insektenflügel Ermittelte in zeitlicher Reihenfolge mitgeteilt.

Wie in vielen andern Fällen war auch hier LEYDIG der erste, der eine sichere Grundlage schuf, auf der weiter gearbeitet werden konnte. Nachdem der Engländer BRAXTON HICKS an der Basis der Flügel fast aller Insekten Sinnespapillen (»Bläschen [vesicles], wie er sich ausdrückt) gefunden und deren Verbreitung und Anordnung mit ziemlicher Genauigkeit beschrieben hatte, machte LEYDIG, durch diese Befunde angeregt, den Versuch in den feineren Bau dieser Papillen und in ihren Zusammenhang mit den Nerven einzudringen.

LEYDIG bemerkte innerhalb des basalen Teiles der Subcostalader am Hinterflügels einiger Käfer und in der Basis der Dipterenschwinger einen starken Nerven, welcher Fasern an »Ganglienzellen« abgibt, welche zum Teil mit den von HICKS entdeckten Sinnespapillen in Verbindung treten. Außerdem fand er aber noch Sinneszellen, welche in ihrem peripheren Abschnitt Stäbchen bergen, wie sie aus den Gehörorganen der Orthopteren bekannt waren.

Was den histologischen Aufbau dieser zweiten Gruppe von Sinnesorganen, der Chordotonalorgane, anbetrifft, so unterscheidet LEYDIG in ihnen drei Lagen von Kernen, nämlich die der Sinneszellen, die der Neurilemmzellen und drittens »längliche Kerne, welche der fibrillären Nervensubstanz angehören«.

Bei *Musca vomit.*, welche Species er am genauesten untersuchte, findet er, »daß die Stifte selber von zweierlei Art seien«. Er bemerkt hierzu: »In den Nervenenden der *Musca vomit.* scheiden sich die Stifte nämlich (Fig. 19 bei *b*) in eine schlanke, längere Sorte mit spitzem Kopf und eine kürzere dickere, die mit rundlichem Kopf abschließt, und diese beiderlei Arten sind nicht etwa durcheinander gemischt, sondern werden zu verschiedenen Paketen zusammengefaßt, derart, daß die schlankere Sorte zu ungefähr einem Dutzend beisammen steht und eine wohl abgesonderte Gruppe bildet, während die dickeren in ungleich größerer Anzahl eine andre Partie des Ganglions besetzen.«

Als nächste Arbeit, welche sich auf unser Thema bezieht, kommt die von V. Graber über die chordotonalen Sinnesorgane der Insekten in Betracht (1882). Während Graber unsre Kenntnisse über Bau und Verbreitung der Chordotonalorgane bei den Insekten sonst ganz wesentlich gefördert hat, waren seine Untersuchungen hinsichtlich der an der Flügelbasis vorkommenden Chordotonalorgane weniger glücklich. Er vermochte nicht einmal alles von Leydig Beobachtete wiederzufinden und begeht dann weiter den Fehler, die »poriferen Vorkommnisse«, d. h. die im ersten Teil meiner Arbeit beschriebenen Sinneskuppeln und die von andern Autoren beschriebenen verschiedenartigen Sinnespapillen am Dipterenschwinger in direkte Beziehung mit den Stiftkörpern zu setzen, während in Wirklichkeit beiderlei Gebilde nebeneinander für sich bestehen.

Erwähnen will ich schließlich noch, daß Graber bei *Eristalis tenax* auch am Vorderflügel »scolopophore« Bildungen an einem Macerationspräparat gesehen haben will, doch sind seine Angaben hierüber recht unbestimmt.

Wenige Jahre nach den Veröffentlichungen Grabers erschien A. Bolles Lees Untersuchung (1885) »Les Balanciers des Diptères«. Lee wendet als erster die Mikrotom-Schnittmethode auf seine Objekte mit Erfolg an, auch bedient er sich besserer Fixierungsmethoden und besserer optischer Hilfsmittel als seine Vorgänger. Lee findet, daß von dem in die Basis des Schwingers eintretenden Hauptstamm sich drei große Stämme sondern, welche an die »basale Platte« und die beiden »skapalen« Platten herantreten, um dort die verschiedenen Sinnespapillen des Schwingers zu innervieren, ein vierter kleinerer Stamm sondert sich vom Hauptstamm auf der Höhe des an die basale Platte tretenden Nerven und begibt sich an ein Chordotonalorgan, das sich etwa von der Mitte des nervenführenden Hohlraumes nach der unteren Seite des Schwingers zu erstreckt.

Es war mir so wenig wie früher Weinland möglich, aus Lees Abbildungen und Erklärungen ein ganz klares Bild von der Nervenverzweigung an der Schwingerbasis, von der Lage der Sinnespapillen-Platten und des Chordotonalorganes zu gewinnen. — Hinsichtlich des Aufbaues des Chordotonalorganes im allgemeinen stimmen Lees Befunde mit denen Leydigs überein, aber hinsichtlich des feineren Baues des Stiftkörpers und der Anordnung der Einzelorgane differieren die Angaben der beiden Autoren. In betreff des letzten Punktes, der Anordnung der Einzelorgane, erklärt Lee nämlich, Leydigs Angabe, daß zwei räumlich gesonderte Chordotonalorgane mit je verschiedenen Stiftkörpern vorhanden seien (ein kleineres Organ mit schlankeren Stiftkörpern und ein voluminöseres Organ mit kürzeren Stiftkörpern) für einen Irrtum. Er ist der Ansicht, es fände sich nur ein Chordotonalorgan, und Leydigs verschiedene Stiftkörper seien Stiftkörper desselben Organes auf verschiedenen Durchschnitten.

Entgültig entschieden ist diese Frage damit aber noch nicht, sie bedarf vielmehr einer Nachuntersuchung. Und das um so mehr, als ich selbst bei Lepidopteren in der Tat mehrere gesonderte Bündel von Chordotonalorganen (am Vorderflügel drei bis vier, am Hinterflügel zwei) gefunden habe.

Hinsichtlich des feineren Baues der Stiftkörper gebührt Lee das Verdienst, zuerst erkannt zu haben, daß die Stiftkörper nur die distale Fortsetzung der Sinneszellen sind, daß die Stiftwand mithin nur ein Umhüllung des im Innern des Stiftes gelegenen »Nervenendapparates« bildet. Die früheren, z. T. auch die späteren Autoren erblickten in der »nervösen Chorda« im Innern der Stifte die Endigung der Sinneszellen.

Als letzte Arbeit, die unser Thema berührt, habe ich die von E. Weinland »Über die Schwinger der Dipteren« zu erwähnen. Weinland ist auf den feineren Bau des Chordotonalorganes nicht eingegangen. Hingegen verdanken wir ihm genaue Angaben über die Lage desselben und seine Innervierung.

Nach Weinland hat sich, soviel ich sehe, niemand mehr mit den Chordotonalorganen am Insektenflügel befaßt. Wohl aber sind die hochentwickelten tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren, welche unsern Chordotonalorganen nahe stehen, noch mehrfach untersucht worden, von v. Adelung, Herbig und zuletzt (1906) in grundlegender Weise von J. Schwabe, dessen Abhandlung mir das Studium wesentlich erleichterte.

Außer den Arbeiten, welche die tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren behandeln, werden noch in andern Arbeiten nebenbei Chordotonalorgane besprochen, welche bei den verschiedensten Insektenordnungen und zwar in den verschiedensten Körperregionen gefunden wurden. Ich kann nur auf drei diesbezügliche Arbeiten verweisen. Zwei von ihnen spielte mir mehr der Zufall in die Hände. aus dem Titel dieser Arbeiten konnte man kaum erwarten, darin etwas von Chordotonalorganen zu finden. Es ist dies die Abhandlung von Ch. Janet »Observations sur „Les Fourmis“« (1904) und die Dissertation von Joh. Hagemann »Beiträge zur Kenntnis von Corixa« (1910). Ich zweifle nicht, daß auch noch in andern Abhandlungen nebenher Bemerkungen über das Vorkommen von Chordotonalorganen erwähnt sind, es ist mir aber nicht möglich gewesen, die gesamte Insektenliteratur daraufhin durchzusehen.

Als jüngste Arbeit, welche speziell Chordotonalorgane betrifft, habe ich die von A. Schön zu erwähnen, welche nicht nur den Bau, sondern zum ersten Male auch die embryonale Entwicklung der Chordotonalorgane (in der Tibia von *Apis melifica*) behandelt. Schön untersuchte nur die tibialen Chordotonalorgane der Hymenopteren, auf einzelne Punkte seiner Arbeit werden wir später zurückkommen.

Nach diesem historischen Überblick will ich nunmehr zu meinen Befunden am Schmetterlingsflügel übergehen.

I. Die Lage und Innervierung der Chordotonalorgane in der Flügelwurzel.

Unsre Chordotonalorgane liegen, wie schon bemerkt, in der Wurzel des Vorder- und des Hinterflügels verborgen. Nicht nur ihr feinerer Bau, sondern auch ihre Lage und Innervierung lassen sich allein mit Hilfe der Schnittmethode sicher ermitteln; trotzdem empfiehlt es sich aber auch, Totalpräparate von der Flügelbasis herzustellen, da sie uns eine rasche Übersicht über die morphologischen Verhältnisse derselben gestatten. Brauchbare Totalpräparate erhielt ich durch Färbung mit Eisenhämatoxylin oder mit Delafieldschem oder Hansenschem Hämatoxylin. Günstige Resultate erhielt ich auch nach Behandlung der Flügel mit schwacher Osmiumsäure (zur besseren Sichtbarmachung der Nerven) und späterer Färbung mit Boraxcarmin. Von wesentlichem Vorteil ist es, die stark gefärbten Objekte lange in Cedernholzöl liegen zu lassen, da dieses im Laufe der Wochen das Pigment auflöst.

Zur Einführung wollen wir uns noch einmal kurz an der Hand der Fig. 11 Tafel VII an den im ersten Teil der Arbeit genauer beschriebenen Modus der Innervierung des Vorderflügels[1] erinnern. Die Figur bezieht sich auf *Hyponomeuta pad.*, eine wegen ihrer Kleinheit und Zartheit für unsere Zwecke wohlgeeignete Form.

Der Vorderflügelnerv (*V.N*) teilt sich kurz vor der Flügelbasis in drei Stämme auf, von denen der vordere (*N.I*) die Costal- und Vorderrandader versorgt, er innerviert auch die große an der Basis der Costalader stehende Sinneskuppelgruppe auf der Unterseite des Flügels (*C.Gr* Fig. 11).

---

[1] Die damalige Untersuchung bezog sich ebenfalls auf Vertreter der *Heterocera* (*Chimabacche fag.*, *Scoria lin.*); für die *Rhopalocera* gelten aber die gleichen Befunde.

Der mittlere und kräftigste Nerv (*N.II*) versorgt die Adern *II—IV*. An der Wurzel der Subcostalader (*II*) innerviert er die bedeutendste Sinneskuppelgruppe des Vorderflügels, die Subcostalgruppe (*Sc.G*) auf der Oberseite des Flügels. Unmittelbar proximal von dieser Gruppe gibt der Nerv *N.II* nun nach hinten und unten einen Zweig ab, welcher eine Gruppe von (später näher zu beschreibenden) Chordotonalorganen innerviert, in unserm Falle sind es deren drei.

Der Chordotonalnerv »*I*«, wie wir diesen Zweig des Nerven *II* fortan nennen, tritt übrigens sehr gegen den Hauptstamm zurück, sein Durchmesser beträgt bei Hyponomeuta nur etwa 8 μ, während jener etwa 27 μ mißt.

Am Schwinger der Dipteren liegen die Verhältnisse ähnlich, wie aus einer Angabe Weinlands zu ersehen ist. Man darf aber hieraus wohl nicht den Schluß ziehen, daß die Chordotonalorgane am Schwinger »nur nebenbei« vorkommen, wie es jener Autor tut. Denn einmal scheinen sie bei allen Insekten an der Flügelbasis vorzukommen, was doch für ihre Wichtigkeit spricht, und dann ist ihre Funktion wohl auch eine ganz spezifische, von der der Sinneskuppeln verschiedene.

Endlich gibt der kleinste der drei in die Flügelbasis tretenden Nerven (Nerv *III*) ebenfalls bald nach seinem Eintritt in die Basis einen Zweig, den Chordotonalnerven »II« (*Ch.N.II*), an ein besonderes Chordotonalorgan ab. Der Rest seiner Fasern versorgt die Adern α und β.

Die eben kurz dargelegten Innervierungsverhältnisse der Chordotonalorgane lassen sich durch Kombination gefärbter Totalpräparate eigentlich nur nachprüfen. Um zu einem ganz sicheren Resultat zu gelangen und um auch über die Lage der Organe in den Hohlräumen der Flügelwurzel Klarheit zu erlangen, sind Schnittserien unerläßlich. Wir wollen daher im folgenden eine Querschnittserie durch eine Vorderflügelwurzel in proximal-distaler Richtung verfolgen. Dabei müssen wir außer auf die Chordotonalorgane auch auf die übrigen morphologischen Verhältnisse des Flügels Rücksicht nehmen.

Die Schnitte der betreffenden 7,5 μ-Serie stammen wieder von *Hyponomeuta pad.*, also einem relativ primitiven Kleinschmetterling. Ich betone das mit Nachdruck, da bei höher organisierten Formen,

z. B. schon bei den Geometriden und mehr noch bei den Rhopalocera einige Unterschiede gegenüber unserm Objekt festzustellen sind. Ich gehe hierauf später ein und gehe jetzt zur Besprechung der in proximal-distaler Reihenfolge angeordneten Querschnittsbilder über. Diese sollen nur über die groben morphologischen Verhältnisse orientieren, histologische Details der Chordotonalorgane konnten nicht berücksichtigt werden, dieselben werden in einem späteren Kapitel erörtert.

Fig. 1, Taf. VII zeigt den am weitesten basalwärts gelegenen unsrer Querschnitte durch den Vorderflügel. Man sieht, daß die Oberseite des Flügels im allgemeinen konvex gekrümmt ist, an zwei Stellen kommen tiefere Einbuchtungen vor, durch welche ein mittlerer oberer Hohlraum K_1 von den beiden seitlichen Räumen ($V.K$ und K_4) gesondert wird. Von der Mitte der Unterseite des Flügels springt eine sehr tiefe von einer zarteren Chitinlamelle begrenzte Bucht in das Flügellumen vor, welche auf allen Schnitten, wenn auch allmählich weniger tief eindringend, nachzuweisen ist (Fig. 1—7 *Bu*).

Im Flügelinnern selbst bemerken wir Folgendes. Nach der Ventralseite zu sehen wir in dem vorderen Teil des Flügels ($V.K$) den Nerven I ($N.I$), welcher die Sinneskuppeln der von uns im ersten Teil der Arbeit als »Costalgruppe« bezeichneten großen Sinneskuppelgruppe auf der Unterseite des Flügels ($U.S.K$) innerviert. Noch weiter nach dem Vorderrande des Flügels zu liegt der Vorderrandadernerv ($V.R.A.N$), welcher schon ein wenig weiter basalwärts vom Nerven I abzweigte.

Am weitesten dorsalwärts treffen wir den stärksten der in die Flügelbasis tretenden Nervenstämme, $N.II$. Das Lumen (K_1), in dem er liegt, kommuniziert hier mit dem, in welchem Nerv I und der Vorderrandadernerv liegen. Es muß aber bemerkt werden, daß etwas mehr basalwärts von unserm Schnitt schon einmal eine vorübergehende Sonderung der beiden Lumina durch eine Verwachsung der Ober- und Unterseite des Flügels stattgefunden hat.

Weiter bemerken wir auf Schnitt I den kleinsten der drei in die Flügelbasis tretenden Nerven, den Nerven III ($N.III$), in einer besonderen, tiefer gelegenen hinteren Kammer (K_4). Um die komplizierten Chitinräume und Falten, welche $N.III$ durchläuft, habe ich mich zunächst nicht bekümmert, sondern habe lediglich festgestellt, daß $N.III$ mit $N.I$ und $N.II$ aus einem gemeinsamen Nervenstamm, dem Vorderflügelnerven (Fig. 11, Taf. VII), entspringt und daß er weiterhin die Adern α und β versorgt. Bevor er jedoch in diese letzteren eindringt, gibt er einen Ast ($Ch.N.II$) an das am weitesten basalwärts gelegene Chordotonalorgan C ab. Auf Fig. 1 sehen wir den Nerven $N.III$

selbst quergetroffen, während der distale Teil des von ihm abgehenden »Chordotonalnerven« längsgetroffen erscheint. Letzterer dringt in Begleitung mehrerer Tracheen durch ein enges Loch in das Lumen des Hohlraumes K_4 ein, der hier offen mit K_1 kommuniziert, und fasert sich an den im dorsalen Teile der Kammer K_4 gelegenen Sinneszellen des Chordotonalorganes C auf.

Auf Schnitt II Fig. 2, Taf. VII sehen wir die Ober- und Unterseite des Flügels an zwei Stellen verwachsen, so daß hierdurch drei Lumina gebildet werden. Das vordere *V.K* mit dem Nerven I und der Costalgruppe bleibt von jetzt ab dauernd von der hinter ihm liegenden großen Kammer K_1 gesondert.

Hinter dem Nerven *N.II* ist eine vorübergehende Verwachsung der Ober- und Unterseite des Flügels eingetreten, so daß das Chordotonalorgan C in einem abgeschlossenen Raum (K_4) erscheint; dieses zeigt schon zahlreiche Stiftkörperquerschnitte. Das Organ liegt in seinem proximalen Teile an der Hypodermis der Oberseite des Flügels, es strebt, wie die folgenden Schnitte lehren, distalwärts allmählich der Unterseite des Flügels zu. Die auf Fig. 1 längsgetroffenen Tracheen zeigen sich auf Fig. 2 im Querschnitt.

Im Schnitt Fig. 3 hat der Querschnitt des Chordotonalorganes gegen Fig. 2 erheblich abgenommen. Nerv *N.I* ist auch erheblich dünner geworden, da er fast seine ganze Fasermasse an die Costalgruppe abgegeben hat, an deren distalen Enden wir uns befinden. Am Nerven *N.II* ist eine kleine nach hinten gerichtete Hervorwölbung beachtenswert, welche den Anfang der Abzweigung des Chordotonalnerven I bedeutet (*Ch.N.I*).

Die Schnitte Fig. 4—7, Taf. VII zeigen nur den für uns in Betracht kommenden vorderen Teil des Flügels.

Schnitt 4 weist große Änderungen gegen 3 auf. Oberhalb der Kammer K_4, welche noch weiter das Chordotonalorgan C und 3 Tracheen führt, hat sich eine neue große Kammer K'_4 angelegt, die auf dem Schnitt tangential getroffen wurde, sie kommuniziert hier nur durch einen engen Spalt mit K_4. Die Kammer K_1 des Schnittes 3 erscheint jetzt mehr seitlich zusammengedrückt, wir bezeichnen sie von jetzt an K_2; ihre hintere Wand grenzt unmittelbar an die vordere Wand der neuen Kammer K'_4. Nach oben zu ist K_2 in die bald wieder verschwindende kurze Anhangskammer A ausgebuchtet. Im vorderen oberen Teil von K_2 zeigen sich die ersten Sinneskuppeln der größten Sinneskuppelgruppe des Flügels, die wir früher als Subcostalgruppe bezeichneten.

Die bisher einheitliche vordere Kammer *V.K* wird durch eine nun eintretende Verwachsung in das Lumen der Vorderrandader (*V.R.A*) und das der Costalader (*C.A*) gesondert.

Schnitt 5 zeigt die Kammern K_4 und K'_4 in weiterer Kommunikation als der vorige Schnitt. Innerhalb K'_4 bemerkt man zahlreiche große Fettzellen, welche, wie Flachschnitte zeigten, fast die ganze innere Wandung dieser Kammer bedecken.

Ferner bemerken wir, daß die trennende Scheidewand zwischen K_2 und K_4 wieder geschwunden ist, und in jener Region, wo diese bestand, sehen wir einen großen Komplex von Sinneszellen, welche von dem schon auf den Schnitten 3 und 4 nachweisbaren Chordotonalnerven I innerviert werden.

Auf Schnitt Fig. 6 sehen wir, daß sich aus dem eben erwähnten Sinneszellenkomplex drei Chordotonalorgane gesondert haben, welche alle drei sich an dünne Tracheen anlehnen. Von diesen drei Organen streben *Ch.O.A* und *Ch.O.A'* nach unten und außen zu, Chordotonalorgan *B* hingegen erstreckt sich rückwärts, nach der hinteren Wand der neuen Kammer K'_4 zu. In seiner Nähe befinden sich immer drei Tracheen, die wir durch die ganze Serie hindurch verfolgen konnten (s. Fig. 6, Taf. VII).

Das vom Nerven III innervierte Organ *C* ist im Verschwinden begriffen, es ist ganz dicht an die Hypodermis der Unterseite des Flügels herangerückt, mit welcher es wenige Schnitte distalwärts verwächst.

Auf Schnitt 7 ist Organ *C* bereits gänzlich verschwunden. Auch die übrigen Organe nähern sich ihrem Ende, *A* und *B* sind bereits mit der Hypodermis in Verbindung getreten, auch *A'* hat sich bereits seiner Anheftungsstelle genähert.

Durch weiteres Vordringen der schon auf den beiden vorigen Schnitten sichtbaren chitinigen Scheidewand *S* ist eine vollkommene Trennung eingetreten zwischen der Kammer K_2 + dem vorderen Teil der Kammer K_4 einerseits, K'_4 + dem hinteren Teil der Kammer K_4 anderseits. Der Umfang des aus den beiden letzten Teilen gebildeten Hohlraumes ist der größere von beiden; in ihm liegt das Organ *Ch.O.B*, während der andre Hohlraum die beiden Organe *A* und *A'* birgt.

Die dicke Chitinwandung der Kammer K_2 zeigt auf den Querschnitten ein fast hufeisenförmiges Bild, sie ist von den Membranalkanälen zahlreicher Sinneskuppeln durchbrochen.

Wenig distalwärts von Schnitt 7 verschwinden die Chordotonalorgane gänzlich; die Kammer $K_4 + K'_4$ endigt blind, während das Lumen der Kammern $K_2 + K_4$ in das der Adern II und III übergeht.

Fassen wir die für *Hyponomeuta* gefundenen Resultate noch einmal kurz unter Betrachtung der Übersichtsfigur 11, Taf. VII zusammen, so können wir sagen: Wir finden in der Vorderflügelwurzel von *Hyponomeuta* vier — wie später näher gezeigt wird — kegelförmige Chordotonalorgane, deren distales Ende an der zarten Cuticula der Unterseite des Flügels befestigt und zu letzterer schwach geneigt ist. Ein Organ (C) liegt in einem Hohlraum des hinteren Teiles der Flügelwurzel (K_4), es wird vom Nerven $N.III$ versorgt. Die drei andern ein wenig mehr vorn und distal gelegenen Organe werden von einem gemeinsamen Stamme des Nerven II (Subcostalnerv) innerviert; zwei von ihnen, A und A', erstrecken sich nach unten und außen, sie liegen im unteren und vorderen Teil der vereinigten Kammern K_2 und K_4. Das dritte (B) erstreckt sich mehr rückwärts in eine blind endigende Kammer (K'_4), welche mit der Kammer, in der das Organ C liegt, kommuniziert.

Alle vier Organe liegen streckenweise an dünnen Tracheen. Tracheenblasen konnten bei *Hyponomeuta* nirgends in der Nähe der Chordotonalorgane nachgewiesen werden.

Am Hinterflügel liegen die Verhältnisse betreffs der Chordotonalorgane etwas anders als am Vorderflügel. Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, daß für das vom Nerven III innervierte, am weitesten basalwärts und nach hinten gelegene Chordotonalorgan C des Vorderflügels am Hinterflügel kein Homologon nachzuweisen ist, wenigstens gelang mir dies nicht bei *Hyponomeuta pad.*, welche Species ich daraufhin auf Querschnitten untersuchte.

Hingegen zweigt sich am Hinterflügel in derselben Region wie am Vorderflügel vom Nerven II ein Chordotonalnerv ab, welcher zwei Chordotonalorgane innerviert. Möglicherweise entsprechen dieselben auch den von Leydig am Schwinger von *Eristalis ten.* beobachteten beiden Bündeln.

Über die Chitinräume an der Hinterflügelbasis sei kurz, soweit es uns hier interessiert, folgendes bemerkt.

Nerv I und II treten durch besondere Öffnungen der Flügelbasis in einen zunächst einheitlichen Raum ein, in welchem man einen mehr hinten und dorsal gelegenen Teil ($K_1 + K_2$)[1] von einem vorn und etwas mehr ventral gelegenen Teil ($V.K$) unterscheiden kann. Nach einer vorübergehenden Verwachsung, durch welche diese beiden Teile getrennt werden, kommunizieren diese wieder; dieser Zustand wurde auf Fig. 8 Taf. VII dargestellt. Wir sehen dort außerdem einige der vom Nerven II innervierten Sinneskuppeln der großen Subcostalgruppe auf der Dorsalseite des Flügels (*O.S.K*). Die Kuppeln der kleinen auf der Unterseite stehenden Costalgruppe würden einige Schnitte (à 7,5 μ) proximalwärts zu suchen sein.

---

[1] Die einheitliche Kammer $K_1 + K_2$ des Hinterflügels entspricht höchstwahrscheinlich den Kammern $K_1 + K_2$ des Vorderflügels, welche auch offen miteinander kommunizieren, deren Wandungen aber deutlich gegeneinander abgesetzt sind, wie Totalpräparate besonders deutlich zeigen.

Auf Schnitt Fig. 9, Taf. VII hat sich die entgültige Trennung der Kammer $K_1 + K_2$ von der vorderen Kammer *V.K* vollzogen. In letzterer hat auch schon eine neue Verwachsung der oberen und unteren Lamelle des Flügels eingesetzt, welche die Sonderung der Costalader (*C.A*) von der Vorderrandader (*V.R.A*) bewirkt.

In Kammer ($K_1 + K_2$) sehen wir nun zwei Chordotonalorgane im Querschnitt, von denen das größere *B* sich der hinteren Wand der Kammer anlegt, während das kleinere *A* deren ventraler Wand zustrebt. Beide Organe werden, wie sich aus den nächsten, proximalwärts gelegenen Schnitten ergab, vom Nerven II innerviert, welcher nach hinten den kurzen Chordotonalnerven abgibt; der Chordotonalnerv des Hinterflügels verhält sich somit ähnlich wie der Chordotonalnerv I des Vorderflügels, und es dürften beide wohl homologe Bildungen sein[1].

Auf Schnitt Fig. 10 ist vom Chordotonalorgan *A* nur noch ein verschwindender, bereits mit dem Integument verwachsener Rest zu sehen; auch das Organ *B* hat seinen Anheftungspunkt im hinteren und unteren Winkel der Kammer $K_1 + K_2$ erreicht, es liegt hier einer hinter ihm befindlichen Trachee an.

II. Die Tympanaleinrichtungen und Tracheenblasen.

Nachdem wir im Vorigen bei der primitiven Form *Hyponomeuta* die Innervierung der Chordotonalorgane an der Flügelbasis sowie die Hohlräume, in denen sie gelagert sind, beschrieben haben, soll im folgenden auf einige Besonderheiten des Chordotonalapparates eingegangen werden, die sich bei höheren Formen fanden und die in engem Zusammenhang mit der Funktion der Organe stehen dürften.

---

[1] Ich möchte hier noch auf eine Besonderheit des Schnittes (Fig. 10) aufmerksam machen, obwohl dieselbe, streng genommen, nicht zu unserm Thema gehört. Im äußersten Teil der Vorderrandader, dicht unterhalb des Frenulums sehen wir eine etwa 50 μ lange Zelle mit großem Kern und deutlichem Nucleolus liegen. Auf den Nachbarschnitten finden wir noch eine bis drei Zellen von demselben Habitus, welche zwar nicht immer die oben angegebene Größe erreichen. Über die Bedeutung dieser Zellen vermag ich nichts auszusagen. Ihrem Bau und färberischen Verhalten nach möchte ich sie für Drüsenzellen ansehen.

Wir hatten schon bei *Hyponomeuta* auf Schnitten festgestellt, daß die Chordotonalorgane an der Cuticula der Unterseite des Flügels befestigt sind und daß diese hier viel zarter ist als in den etwas entfernteren Regionen. Viel deutlicher tritt dies noch bei den Rhopaloceren hervor, wo es bei einigen Formen zur Ausbildung eines deutlich abgegrenzten Tympanums kommt, wie es ähnlich die Acridier am ersten Hinterleibsring besitzen.

In höchster Vollendung scheinen das Tympanum und die andern Hilfsapparate bei den Satyriden entwickelt zu sein. Diese besitzen, wie den Systematikern schon länger bekannt, an der Basis der Vorderflügel blasenartig aufgetriebene Adern, und zwar betrifft dies je nach den einzelnen Gattungen nur die Costalader (*I*) oder diese und die Ader *IV* oder schließlich außer diesen beiden noch die α-Ader. Ich vermutete nun, daß diese Bildungen, mit denen man bislang nichts anzufangen wußte, mit dem Chordotonalapparat in Beziehung stehen möchten, und diese Vermutung scheint sich als richtig erwiesen zu haben, wie weiter unten ausgeführt wird. Bei diesen Nachforschungen stellte sich auch sogleich heraus, daß bei den Satyriden ein wohlausgebildetes Trommelfell vorhanden ist, das jetzt zunächst beschrieben werden soll.

In Fig. 14, Taf. VIII wurde die Vorderflügelbasis der Satyride *Epinephele Jurtina* von unten betrachtet dargestellt[1]. Wir sehen hier an der Flügelwurzel dieselbe Art der Nervenverzweigung wie bei der primitiven *Hyponomeuta*. Dies ist — nebenbei bemerkt — ein Zeichen für die Zähigkeit, mit welcher die einmal erworbenen Nervenbahnen trotz sonstiger Umgestaltungen festgehalten werden. Es sei des vergleichenden Interesses wegen bemerkt, daß G. Holste in einer kürzlich veröffentlichten Untersuchung, »Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis* L.«, die gleichen Innervierungsverhältnisse an den Elytren dieses Käfers fand, wie sie bei Schmetterlingen bestehen und wie sie nach Blanchard für alle Käfer charakteristisch sind. (Zitiert nach G. Holste.)

Wir stellen bei *Epinephele Jurt.* wiederum ein von dem kleinen Nerven *N.III* innerviertes Organ *C* fest, das am weitesten rückwärts liegt, und zwei von dem großen Nerven *N.II* versorgte Organe *A* und *B*.

---

[1] Günstige Präparate für diesen Zweck stellt man sich her, indem man die mit Sublimatgemischen fixierten, von Schuppen möglichst gründlich befreiten Flügel in toto in Hansenschen oder Delafieldschen Hämatoxylin (konzentr. Lös.) $1/_2$—1 Stunde färbt und in Cedernholzöl aufhellt. Je länger sie in diesem liegen, desto besser, da im Laufe einiger Wochen das sehr störende Pigment zum Teil aufgelöst wird, ohne daß die Färbung leidet.

Nerv I versorgt kein Chordotonalorgan. Alle drei spitz-kegelförmigen Organe inserieren nun mit ihren distalen Enden an einem ansehnlichen Tympanum (Tymp. Fig. 14, Taf. VIII). Dieses erscheint bei Aufsicht auf die Unterseite des Flügels als eine fast regelmäßig länglich-ovale durchsichtige Membran, die von einem stark chitinisierten und deshalb gelbbraun gefärbten Tympanalring eingefaßt wird. Die Längsachse des Tympanums liegt in der proximalen Fortsetzung des blasenartig erweiterten Teiles der Ader *IV*. Eines schnellen Verständnisses wegen wollen wir uns an Fig. 14 halten. Distal von dem mit * bezeichneten Punkt auf der Ader *IV* beginnt diese sich blasenartig zu erweitern, proximal von dem bezeichneten Punkte findet eine Gabelung der Ader statt in einen vorderen, nervenführenden Teil *IV′* und in einen hinteren Teil *IV″*, und zwar geht der vordere Teil *IV′* in den vorderen Bogen des Tympanalringes über, während der hintere Teil *IV″* den hinteren Bogen desselben bildet. Zwischen den Bogen des Tympanalringes ist nun die Tympanalmembran ausgebreitet.

Die Länge derselben betrug, in proximal-distaler Richtung gemessen, bei

Epinephele Jurt.	etwa	1050	μ
Aphantopus hyper.	»	950	»
Coenonymphe pamph.	»	630	»
Melanargia gal.	»	1000	»

Die zugehörigen Breiten betrugen bei Aufsicht etwa 300, 375, 180, 270 μ. Dabei muß aber berücksichtigt werden, daß dieselbe in Wirklichkeit erheblich größer ist, weil das Tympanum schräg unter etwa 45° zur Ebene des Flügels eingespannt ist. Wie aus den Figuren 16 und 17 (Taf. VIII), welche Querschnitte der Flügelwurzel vorstellen, ersichtlich, und wovon man sich auch an Totalpräparaten überzeugt, liegt der vordere Bogen des Tympanalringes bei Betrachtung von der Unterseite des Flügels her etwas höher als der hintere Bogen.

Die Dicke der Membran wurde auf Schnitten festgestellt, sie beträgt ca. 1 μ. Nach den Rändern zu geht sie mehr oder weniger plötzlich in sehr dickes Chitin über.

Die Anheftung der Chordotonalorgane an das Tympanum vollzieht sich in der Regel an dunkel pigmentierten Chitinzäpfchen, ähnlich wie bei den Acridierorganen. Von den Chitinzäpfchen gehen weiter Chitinleisten nach dem Tympanalring und benachbarten Chitinbildungen ab, wodurch trotz der Vibrationsmöglichkeit der Organe deren feste Anheftung gesichert wird. In Fig. 14, Taf. VIII sehen wir die Organe *A* und *C* in der angegebenen Weise befestigt, beim Organ *B* vermochte ich nur eine kleine zapfenähnliche Verdickung ohne Leiste nachzuweisen, doch mag es bei andern Species auch hier zur Bildung von Leisten kommen.

Wir haben jetzt noch einer zum Trommelfell gehörigen, zu diesem wahrscheinlich in einer physiologischen Beziehung stehenden Einrichtung zu gedenken. Es befindet sich nämlich, wie auf den Tafelfig. 12, 16 und 17 angedeutet, bei den Satyriden am hinteren Bogen des Tympanalringes teils auf dem Tympanalring selbst teils auch noch auf der α-Ader, eine Ansammlung von großen, verschieden gestalteten Schuppen vor, welche, meist nach vorn gerichtet sind und das Trommelfell zum größten Teile überdachen. Die das ganze Trommelfell überlagernden Schuppen sind haarförmig, jedoch kräftig, es kommen außerdem noch kürzere, steiler stehende, breit-schildförmige Schuppen vor. Diese Vereinigung von Schuppen dürfte einmal als eine Schutzvorrichtung für das Tympanum funktionieren, dann aber auch vielleicht als ein Schallwellenfänger. Die Gesamtheit der Schuppen bildet, wie Querschnitte durch dieselben am deutlichsten zeigen, eine lückenlose Wand, die als ein wirksamer Reflektor von Luftwellen dienen kann. Die Stellung der Schuppen ist eine derartige, daß Schallwellen am leichtesten von hinten (mit Bezug auf die Ruhestellung des Tieres) her zum Tympanum gelangen.

Wir wenden uns jetzt den Tracheen zu, die zu unsern Organen in nahe Beziehung treten. Bei den tympanalen Sinnesapparaten der Acridier kommt es bekanntlich zur Ausbildung von großen Tracheenblasen, von denen eine die Chordotonalorgane einhüllt und sich dicht dem Trommelfell anschmiegt. Diese letztere Blase besitzt nach Schwabe nur einen dünnen, zuführenden Tracheenstamm und an dessen Einmündung eine Klappenvorrichtung, durch welche automatisch ein Entweichen der in der Blase angesammelten Luft verhindert wird.

Als ich zunächst die primitive Form *Hyponomeuta* auf die Chordotonalorgane hin untersuchte, richtete ich mein Augenmerk auch auf etwaige Tracheenblasen. Es ließen sich jedoch, wie im ersten Abschnitt gezeigt wurde, nur dünne Tracheenstämme an oder in der Nähe der Organe nachweisen, nirgends kam es zur Ausbildung von Blasen. Hingegen fanden sich solche bei höher differenzierten Formen vor, z. B. bei Geometriden und in höchster Ausbildung wiederum — soweit meine keineswegs aber umfassenden Untersuchungen lehrten — bei den Satyriden aus der Gruppe der Rhopalocera.

Bei den Satyriden kommen, wie vorhin bemerkt, an der Basis der Vorderflügel mächtig aufgeblasene Adern in den oben angegebenen Modifikationen vor. Welche Bedeutung haben diese Auftreibungen nun? Hierüber geben uns Querschnitte und Längsschnitte durch dieselben Aufklärung.

Fig. 15, Taf. VIII zeigt einen Querschnitt vom Vorderflügel der *Coenonymphe pamph.* (vulgär »kleines Ochsenauge«). Wir sehen bei dieser Form die drei riesigen Querschnitte durch die Ader *I*, *IV* und *α*, zwischen diesen die zarten Lamellen der Flügelfelder. Innerhalb der aufgeblasenen Adern zeigt sich nun je eine sehr umfangreiche Tracheenblase. Wie weiter unten gezeigt wird, vereinigen sich die Blasen weiter nach der Flügelwurzel zu zu einer gemeinsamen Blase. Aussackungen derselben hüllen die Chordotonalorgane ein und schmiegen sich dem Trommelfell an. Besonders interessant verhalten sich die Blasen in den Adern *α* und *IV*, da sie hier auf merkwürdige Weise direkt mit dem Integument verbunden sind.

In Ader *I* kommt auch eine große Tracheenblase vor, dieselbe ist aber nicht mit dem Integument verwachsen.

Die Verwachsung der Blasen mit dem Integument der Ader *IV* und *α* kommt auf folgende Weise zustande.

Bisweilen kommt es zu einer unmittelbaren Verwachsung der Tracheenblasenmatrix und der Hypodermis, indem sich die Tracheenblase in ganzer Ausdehnung der Hypodermis anlegt. Meistens wird die Verwachsung aber durch zahlreiche zunächst plasmatische, später mehr oder weniger chitinisierte Verbindungsleisten hergestellt. Diese werden hauptsächlich wohl von Hypodermiszellen, weniger von der Tracheenblasenmatrix gebildet, genauen Aufschluß hierüber muß die Entwicklungsgeschichte geben.

Wir sehen auf der Fig. 18, Taf. VIII mehrere solcher Verbindungsleisten bei *Vl.* Auf Fig. 19 sehen wir stärker vergrößert bei *Vl.qu* drei Leisten quer-, bei *Vl.l* eine längsgeschnitten. Auf Querschnitten erscheinen sie etwa in der Form von kurzen Doppel-T-Trägern. In der Mitte sind sie am schmalsten, während sie sich nach den Enden zu verbreitern, um mit der äußeren Cuticula und der Tracheenblase zu verschmelzen. Dieser Bau der einzelnen Verbindungsleisten bringt es mit sich, daß die zwischen ihnen gebliebenen Hohlräume als große, helle, rundliche oder ovale Blasen (*Va* Fig. 18 und 19) erscheinen.

Durch die eben beschriebenen Verbindungsleisten wird zweifellos wohl eine feste Verbindung der Tracheenblase mit dem Integument hergestellt. Zu welchem weiteren Zwecke mag dies nun aber geschehen sein? Mir scheint es nicht unplausibel, daß vermittels der Verbindungsleisten Schallwellen, welche die zarte Cuticula der Blasenadern treffen, direkt auf die in den Blasen befindliche Luft übertragen werden sollen.

Dafür, daß außer durch das Tympanum in manchen Fällen auch durch die Blasenadern *IV* und α Schallwellen an den Sinnesapparat geleitet werden, spricht noch folgender, sonst schwer zu deutender Befund bei *Coenonymphe pamph.*: Die Adern *IV* und α sind bei dieser Form im Bereich der Auftreibungen fast vollkommen frei von Schuppen, aber nur auf der Unterseite des Flügels, während die Oberseite normal beschuppt ist. Es können mithin Schallwellen bei der bekannten Ruhestellung der Tagfalterflügel unmittelbar und in großer Ausdehnung auf die betreffenden Adern wirken. Die Blasenader I, bei der es nicht zu einer Verwachsung der Tracheenblase mit dem Integument kommt, ist im Gegensatz zu den beiden anderen Adern auf der Unterseite und Oberseite gleichmäßig beschuppt.

Wir haben jetzt noch unsre Angaben über die Morphologie der Blasenadern und Tracheenblasen zu vervollständigen.

Wenn wir von dem auf Fig. 15, Taf. VIII dargestellten Schnitt basalwärts gehen, so tritt allmählich eine Abnahme im Umfang der Adern *I, IV* und α ein. Die Ader *IV* sondert sich schließlich, wie auf Figur zu sehen, in zwei Lumina, die wir schon oben am Totalpräparat (Fig. 14, Taf. VIII) mit *IV'* und *IV''* unterschieden haben. Auf der Unterseite der kleineren und mehr rückwärts gelegenen Ader *IV''* stehen die großen kräftigen Haarschuppen, welche das Tympanum überdachen (Fig. 16 und 17 *Schw*).

Die Cuticula der weiter vorn liegenden und größeren Ader *IV'* ist auf der Unterseite in zwei scharf abgegrenzte Strecken differenziert. Die vordere Strecke ist sehr stark chitinisiert, sie bildet den vorderen Bogen des Tympanalringes. Sie geht nach hinten plötzlich in das außerordentlich zarte, höchstens 1 μ dicke Tympanum über (Fig. 16 und 17), das etwa 45° gegen die Flügelebene geneigt ist. Rückwärts geht das Tympanum in das dickere Chitin von *IV''* über, das den hinteren Bogen des Tympanalringes bildet. Das Lumen der Ader *IV'*, das etwas weiter basalwärts die Chordotonalorgane birgt, enthält allein die Tracheenblase, während *IV''* keine solche aufweist. Die Blase ist von außerordentlicher Zartheit, sie liegt den Wandungen der Ader *IV''* und besonders dem Tympanum überall so dicht an, daß man sich meist erst mit Hilfe der Ölimmersion überzeugen muß, daß wir es mit zwei Häuten zu tun haben. Bisweilen mag auch eine wirkliche Verschmelzung derselben vorliegen.

Gehen wir von dem auf Fig. 16 dargestellten Schnitt noch etwas weiter basalwärts, so sehen wir statt der vorhin gesonderten Adern *a*, *IV*, *II* und *I* einen gemeinschaftlichen Hohlraum. Desgleichen haben sich die Tracheenblasen der Adern *I* und *IV'* vereinigt, wie auf Fig. 17 dargestellt. Schließlich kommuniziert einige Schnitte proximalwärts auch die Tracheenblase der Ader *a* mit jener großen Blase, so daß hier an der Flügelwurzel alle drei Tracheenblasen zusammenhängen.

Die feinere Struktur unsrer Tympanalblasen stimmt mit der von von Schwabe beschriebenen Struktur der Tympanalblasen der Acridier überein. Wir haben es mit äußerst zarten und stellenweise stark dehnbaren Membranen zu tun. Die Dehnbarkeit führt Schwabe auf die auch von mir gesehenen modifizierten, faltbaren Taeniolen zurück, die von der Fläche gesehen in feinen Zickzacklinien erscheinen.

Zum Schluß möchte ich noch einige Beobachtungen mitteilen über die Art und Weise, wie die Tracheenblasen die Chordotonalorgane einhüllen. Die Blasenwandung liegt dem Chordotonalorgan dicht an, jedoch tut sie das nicht immer in dessen ganzer Ausdehnung. Bei *Coenonymphe pamph.* z. B. legt sie sich nur dem distalen Teile des Organes oberhalb der Stiftkörperchen an, wie es in Textfig. 1 dargestellt wurde. Wir sehen hier die Blasenwandungen sich dicht an den faserig strukturierten distalen Teil des Organes von dessen Insertion bis etwas oberhalb der Stiftkörper anschmiegen. Dann biegt sie nach beiden Seiten rechtwinklig ab und heftet sich an das Integument an. Auf diese Weise trägt die Blase mit dazu bei, das Chordotonalorgan in seiner Lage zu fixieren.

III. Der Bau der Chordotonalorgane.

Nachdem im vorigen die Innervierung und die Lage der Chordotonalorgane an der Basis der Schmetterlingsflügel dargelegt und auch die Hilfsapparate derselben, Tympanum und Tracheenblasen, beschrieben wurden, soll uns im folgenden der Bau der Organe beschäftigen, der an Organ-, Längs- und Querschnitten studiert wurde. Zunächst seien einige Bemerkungen vorausgeschickt über die verschiedenen Ausbildungsstufen, in denen die Chordotonalorgane überhaupt bei den Insekten auftreten, und über die Stellung, welche die Chordotonalorgane an der Wurzel der Schmetterlingsflügel unter diesen einnehmen.

V. Graber, welcher wohl die umfassendsten Kenntnisse von der Mannigfaltigkeit und Verbreitung der Chordotonalorgane von allen Forschern besessen hat, die sich mit diesem Gegenstand befaßt haben, teilt die Organe zunächst ein in tympanale und atympanale. Von unseren Organen am Schmetterlingsflügel müssen wir einen Teil, wie die am Vorderflügel der Satyriden, ohne Weiteres zu den ersteren rechnen. Aber auch die anderen Vorkommnisse lassen sich an diese angliedern, denn, wenn ihnen auch ein scharf abgegrenzter Tympanum fehlt, so inserieren sie doch an dünneren, vibrationsfähigen Chitinflächen.

V. Graber unterscheidet weiter zwischen integumentalen Organen, d. h. solchen, deren distales Ende am Integument befestigt ist, und subintegumentalen Organen, deren distales Ende nicht mehr mit diesem verbunden ist. In unsrem Falle haben wir es überall mit integumentalen Gebilden zu tun, und zwar haben wir integumentale Organe mit Ligament vor uns. Letzteres ist nach alter Auffassung ein bindegewebiger Strang (wahrscheinlich wird er aber wohl von faserig-strukturierten Hypodermiszellen gebildet), durch welchen der proximale Teil des Organes an der Cuticula befestigt wird. Da auch der distale Teil des Organes auf ähnliche Weise an der Cuticula befestigt ist, so wird das Organ straff zwischen zwei Punkten derselben ausgespannt, und diese saitenartige Ausspannung war ja der Anlaß zu der Bezeichnung »Chordotonalorgane«. Das Ligament ist aber nicht für alle Chordotonalorgane charakteristisch, vielen hochausgebildeten Organen fehlt es überhaupt, während es bei den einfacheren wohl immer vorhanden ist. Bei unsern Organen der Schmetterlingsflügel ist es überall nachweisbar, es ist aber sehr kurz und nicht immer ohne weiteres zu finden. Am leichtesten findet man es natürlich auf Längsschnitten durch das Organ. Wir sehen das Ligament auf den Fig. 13, Taf. VIII abgebildet.

Weiter ist für unsre Gebilde charakteristisch, daß sie aus einer größern Zahl von (etwa 12—40) Einzelorganen, Scolopophoren[1], zusammengesetzt sind, welche zu Bündeln vereint sind; die Einzelorgane liegen jedoch nicht alle genau, sondern nur annähernd auf derselben Höhe, wie Querschnittsbilder zeigen (Textfig. 8).

Jedes Einzelorgan wird aus der Sinneszelle mit ihrem Stiftkörper und zwei Hilfszellen gebildet, hierauf soll später näher eingegangen werden. Indem sich nun jedes Einzelorgan distalwärts verjüngt und in einen feinen am Integument befestigten Faden ausläuft und indem alle diese Fäden einer gemeinsamen Anheftungsstelle zustreben, nimmt das Organ die Form eines spitzen Kegels an (bei den Heterocera scheint derselbe im allgemeinen spitzer zu sein als bei den Rhopalocera), dessen Basis von den Sinneszellen gebildet wird.

---

[1] Ich verstehe unter «Scolopophor», die den Stiftkörper in ihrem distalen Ende bergende Sinneszelle einschließlich der Umhüllungs- und Kappen- oder Deckzelle.

Die Vereinigung der Einzelorgane zu Bündeln ist die verbreitetste und bei Larven wohl allein vorkommende Anordnungsweise, wie aus GRABERS Arbeit ersichtlich ist. LEYDIG fand, daß die Chordotonalorgane an der Basis der Schwinger ebenfalls »in zwei Bündeln« angeordnet sind. Dieser Vereinigung der Scolopophoren zu Bündeln wäre die flächenhafte Anordnung (Subgenualorgane der Locustiden) und in andern Fällen isolierte Anordnung derselben zu einer Crista gegenüberzustellen. Inwieweit diese verschiedene Anordnung der Stifte physiologische Unterschiede bedingt, ist noch unbekannt.

Die Länge unsrer kegelförmigen Organe variiert innerhalb enger Grenzen, die des in Textfig. 2 abgebildeten Organes *C* von *Chimabacche fag.* betrug z. B. von den am weitesten proximal gelegenen Sinneszellen bis zur distalen Insertion etwa 200 μ. Die größte Breite an der Basis des Kegels betrug etwa 32 μ. Für das auf Fig. 14, Taf. VIII dargestellte Organ *C* von *Aphantopus hyperanthus* betrugen die entsprechenden Maße 230 μ und 38 μ. Die Längen stimmen also annähernd mit den von SCHWABE für die Endorgane der Acridier angegebenen Längen überein, während für die Breiten bei diesen viel höhere Werte gelten.

Querschnitte durch die Organe liefern uns ovale Bilder. In dem elliptischen aus der Region der Stiftkörper stammenden Querschnittsbild eines Chordotonalorganes von *Cheimatobia brum.* (Textfig. 8) betrug der Durchmesser der großen Achse 22 μ, der der kleinen etwa 13 μ.

Hinsichtlich der Richtung der Chordotonalorgane und ihrer Stiftkörper zu den Integumentflächen, an welchen sie befestigt sind, konnte ich bei den Organen der Heterocera die Beobachtung SCHWABES an den Acridierorganen bestätigen, daß nämlich die Stiftkörper der Trommelfellpartie, durch welche sie erschüttert werden, ihre Längsseite zukehren, und zwar liegt hierbei die distale Stiftspitze immer ein wenig näher dem Trommelfell als die Basis.

Bei den Organen der Rhopalocera trifft dies weniger zu. Hier stehen die Organe oft sehr steil zum Tympanum. Das auf Fig. 13, Taf. VIII dargestellte von *Lycaena icarus* besitzt etwa eine Neigung von 45° zum Tympanum. Es hängt das offenbar damit zusammen, daß der Abstand zwischen Ober- und Unterseite an der Flügelwurzel bei den Rhopalocera bedeutend größer ist als bei den Heterocera. Da aber der proximale Teil des Chordotonalorganes an der Cuticula an der Oberseite, der distale an der Cuticula der Unterseite befestigt ist, so hätte dasselbe, wenn es dem Trommelfell möglichst parallel verlaufen sollte, eine ungewöhnliche Länge annehmen müssen. Um das zu verhindern, wurde wohl die steilere Einspannung begünstigt.

Den bisherigen Angaben über Form, Größe und Richtung der Organe will ich noch hinzufügen, daß die letzteren bisweilen (ich glaube in dem Falle, wenn keine Tracheenblase vorhanden ist) nach dem Blutraum zu durch eine ihnen dicht anliegende zarte Hüllmembran abgegrenzt sind, welche, wie auch GRABER und SCHWABE beobachtet haben, in die Basilarmembran der benachbarten Hypodermis übergeht; an der Hüllmembran fand ich vereinzelte langgestreckte Kerne.

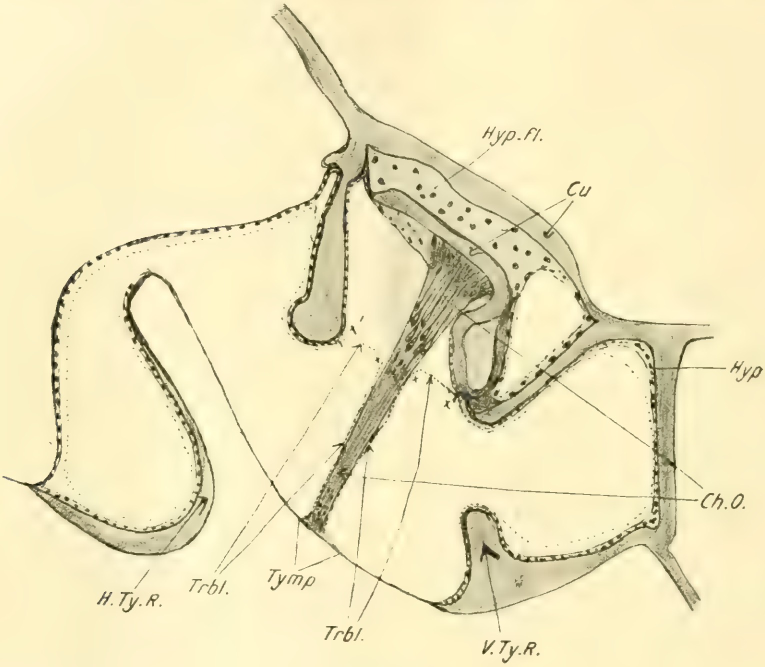
In der Tatsache, daß die Basilarmembran der Hypodermis kontinuierlich in die Hüllmembran der Organe übergeht, erblicken wir einen Beweis, daß dieses in seiner Gesamtheit von der Hypodermis abzuleiten ist, wie das in jüngster Zeit von A. SCHÖN ontogenetisch für die tibialen Chordotonalorgane von *Apis mellifica* bewiesen wurde.

Nach diesen allgemeinen morphologischen Erörterungen will ich nunmehr zur Histologie unsrer Organe übergehen, mit der ich mich, nachdem SCHWABE die tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren grundlegend bearbeitet hat, verhältnismäßig kurz befassen kann.

Wir legen unsrer ersten Informierung über den histologischen Aufbau einen Flachschnitt (à 12 μ) durch den Vorderflügel von *Chimabacche fag.* zugrunde, welcher das Organ *C* längs trifft (Textfig. 2).

Da die nach demselben Punkte konvergierenden Einzelorgane ganz dicht aneinander gedrückt liegen, so ist es bei der Kleinheit der histologischen Elemente sehr schwierig, einen befriedigenden Aufschluß über die Form und die Grenzen der zu unsern Organen gehörenden Zellen zu erlangen. Am leichtesten war dies natürlich bei den Scolophoren der *Crista* der Locustiden zu erlangen, da hier die Scolophoren isoliert stehen. Auch bei dem Acridierorgan, dem unsre Organe noch am nächsten stehen, liegen insofern günstigere Verhältnisse vor, als hier die Einzelorgane durch die »hyaline Zwischensubstanz« mehr oder weniger weit voneinander isoliert stehen. Von einer solchen Substanz ist bei unsern Organen nichts oder fast nichts wahrzunehmen, hier grenzt, wie aus Textfig. 8 ersichtlich, ein Scolopophor an den andern. Immerhin ließ sich aus den charakteristischen Zellkernlagen, welche sich auf Organ-Längsschnitten zeigen, und mit Hilfe von Querschnittserien Klarheit über den Bau des Organes gewinnen und ließ sich dieser im Prinzip in Einklang mit den Organen der Orthopteren und Hymenopteren bringen.

Innerhalb des auf Textfig. 2 dargestellten Längsschnittes durch das Organ *C* unterscheiden wir fünf Schichten von Kernen, welche, wie mir scheint, deutlich den fünf von v. Adelung im Subgenualorgan der Locustiden unterschiedenen fünf Kernschichten entsprechen. Die drei basalen Schichten werden von den drei wohl für alle Scolopophoren typischen Zellarten gebildet, der Sinneszelle, der Umhüllungszelle und der Deckzelle oder Kappenzelle (nach Schwabe); die Schicht IV und V enthält Kerne von accessorischen Zellen, welche die Verbindung des Organes mit der Cuticula vermitteln.

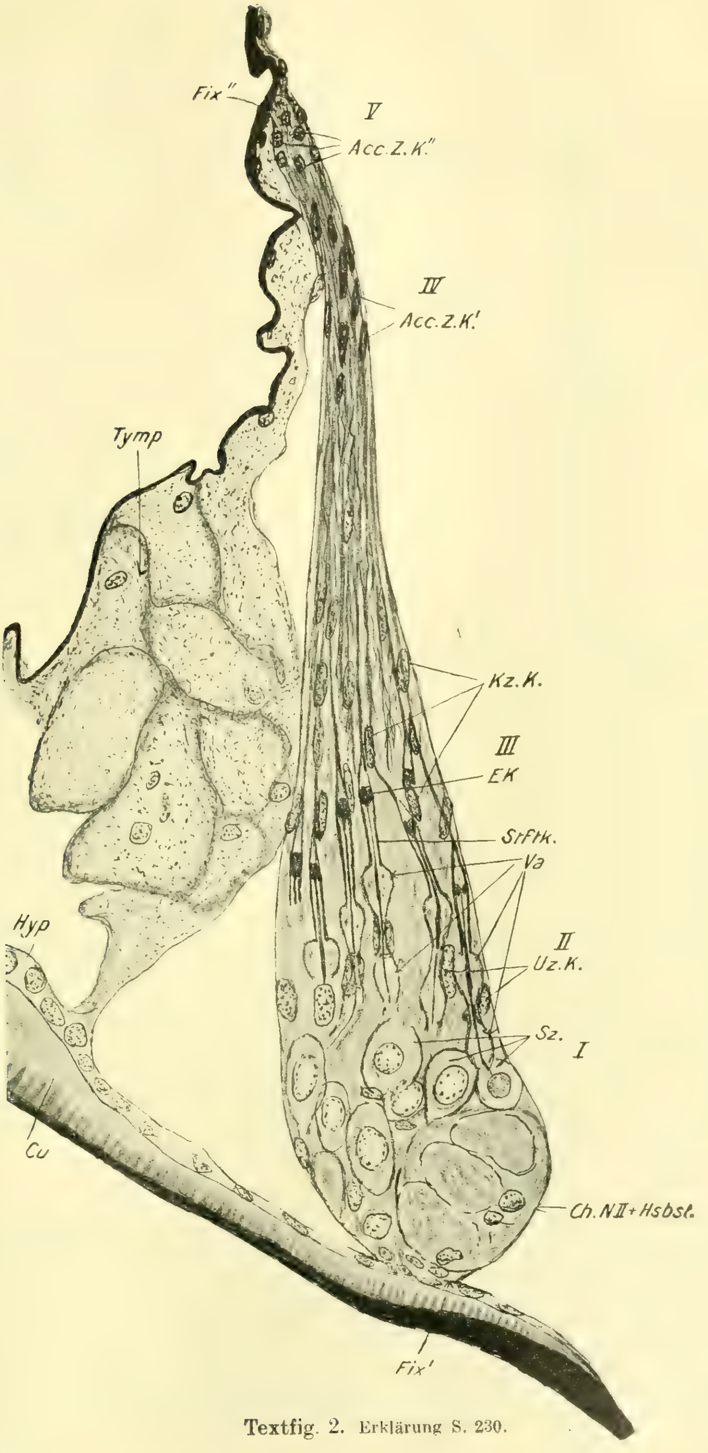


Textfig. 1.

Längsschnitt durch ein Chordotonal-Organ von *Coenonymphe pamph.* (Vorderflügel). Man sieht die Anheftung des Organes an der dicken Cuticula der Oberseite einerseits (*Cu*), an dem zarten Tympanum der Unterseite anderseits (*Tymp.*). Außerdem wird es durch die Tracheenblase in seiner Lage fixiert, welche mit dem Chordotonalorgan bei ><, mit der Cuticula bei ><' fest verbunden ist. ***Ch. O.***, Chordotonalorgan; ***Cu***, Cuticula; ***Hyp.***, Hypodermis; ***Hyp. fl.***, dieselbe flach geschnitten; ***Trbl.***, Tracheenblase; ***V. Ty. R.*** u. ***H. Ty. R.***, vorderer und hinterer Tympanalring. Fix. Subl. Alc. Färb. Eisenhämatoxylin. Zeiss Oc. 2. Tbl. 146. Obj. C. Leitz, Z.-App.

Textfig. 2.

12-μ-Längsschnitt durch das Chordotonalorgan *C* des Vorderflügels von *Chimabacche fag*, ***Fix'*** u. ***Fix''*** die beiden Anheftungspunkte des Organes. ***Ch. N. II + Hsbst***, Chordotonalnerv II u. Hüllsubstanz; ***Cu***, Cuticula; ***Hyp.***, Hypodermis; ***Tymp.***, Tympanum; ***Sz.***, Sinneszelle; ***Uz. K.***, Umhüllungszellkern; ***Kz. K.***, Kappenzellkern; ***Va***, Vacuolen; ***Stftk.***, Stiftkörper; ***Acc. Z. K.*** Kerne der Accessorischen Zellen. Fix. Formol-Chrom-Essigs. Färb. Eisenhämatoxylin. Zeiss Oc. 2, Tbl. 145. H. Imm. 1/12. Z.-App.


Fix''
V
Acc.Z.K.''
IV
Acc.Z.K.'
Tymp
Kz.K.
III
EK
Stftk.
Va
II
Uz.K.
Sz.
I
Hyp
Cu
Ch.NII+Hsbst.
Fix'

Textfig. 2. Erklärung S. 230.

Es sollen nun an der Hand der Textfig. 2—8 der Reihe nach die fünf Zellschichten in proximal-distaler Reihenfolge besprochen werden.

Die Sinneszellenschicht (*I*) grenzt hart an die Hypodermis; faserig strukturierte Zellen der letzteren treten direkt in den Sinneszellenknäuel ein und verbinden diesen, ein kurzes Ligament bildend, dadurch mit der Cuticula. Außerdem drängt sich mit den Nervenfasern gleichzeitig Hüllsubstanz zwischen die Sinneszellen ein (Textfig. 2 *Ch.N.II* + *Hbst*).

Die Sinneszellen selbst liegen nun dichtgedrängt beieinander, wenn schon durch Hüllsubstanz isoliert. Ihre Form ist meist spindelförmig bis ellipsoidisch, desgleichen die des Kernes; im übrigen habe ich über den Zelleib und Zellkern nichts Neues auszusagen, man ersieht diese Verhältnisse aus den Figuren. Was die Größenverhältnisse anbetrifft, so fand ich für den Zellkern eine Länge von etwa 10 μ, eine Breite von etwa 6 μ. Für die Gesamtlänge der Sinneszelle vom Eintritt der Nervenfaser bis zur Spitze des Stiftkörpers ergab die Messung etwa 78 μ[1]. Diese ließ sich an einem günstigen 12 μ-Schnitt (Formol-Chrom-Essigsäure-Fixierung, Eisenhämatoxylin-Färbung) vornehmen.

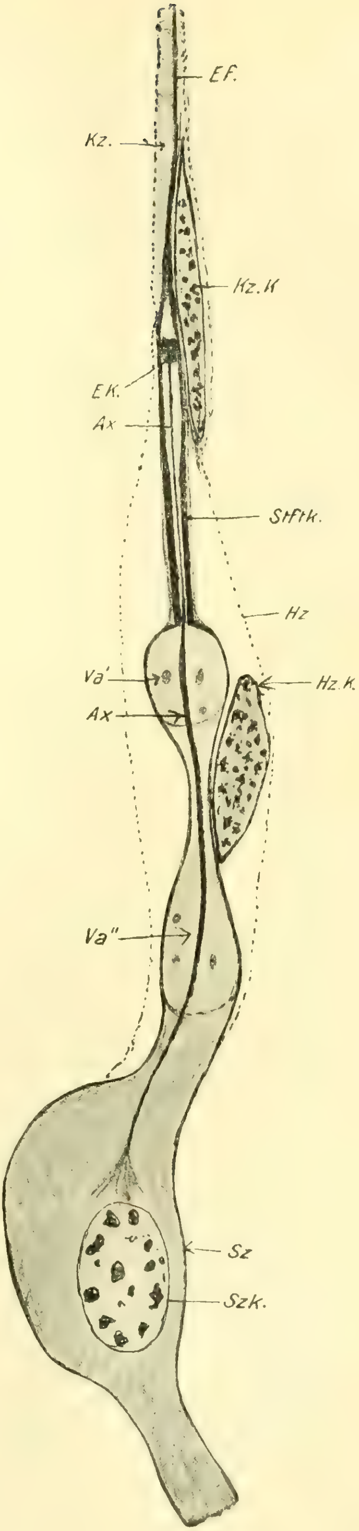
Die betreffende Sinneszelle, deren ganzer Sinneszellenfortsatz mit Stiftkörperchen und Endstrang hier zu übersehen war, ist in Textfig. 2 abgebildet. Wir bemerken im Verlauf des Endschlauches bis zu seinem Übergang in den Stiftkörper zwei hell erscheinende bauchige Auftreibungen (Va^1 und Va^2). Die obere Auftreibung Va^2 entspricht wohl der Vacuole Schwabes, sie ist aber nicht so voluminös wie bei den Orthopteren, nämlich nur etwa 4,5 μ breit, die untere Auftreibung ist in der Regel noch etwas schmaler, nur etwa 3,6—4 μ breit. Zwischen den beiden Erweiterungen ist der Endschlauch außerordentlich verengt, er mißt hier kaum 1,5 μ im Durchmesser, und da seine Wandung äußerst zart ist, so würde er auf Querschnitten nur schwer innerhalb der Umhüllungszelle zu finden sein, wenn seine Gegenwart nicht durch den intensiver gefärbten, als schwarzes Pünktchen erscheinenden Achsenfaden verraten würde. Das Querschnittsbild, das wir hier von dem distalen Sinneszellfortsatz erhalten, ist dasselbe wie das des proximalen

---

[1] Unter Spitze des Stiftkörpers soll hier jene Stelle oberhalb des Endknöpfchens (*E.K*) verstanden sein, wo die Wandung des Stiftkörpers in den Endstrang übergeht. Wenn man den Endstrang noch mit zur Sinneszelle rechnet, wie ich es tue, so würde zu der oben angegebenen Länge noch die Länge des Endstranges hinzuzurechnen sein. Diese ist aber wohl kaum mit Sicherheit festzustellen, da die Endstränge schließlich so fein werden und so nahe beieinander liegen, daß es mir wenigstens nicht möglich war, den einzelnen Strang kontinuierlich zu verfolgen.

Fortsatzes. In der Einbuchtung, zwischen den beiden »Vacuolen«, liegt in der Regel der Kern der Umhüllungszelle.

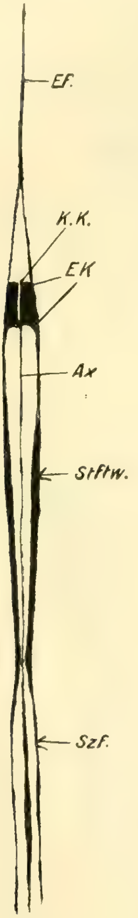
Die »Vacuolen« wurden bislang nur von SCHWABE beobachtet, welcher sie an der Basis aller Stiftkörper der Orthopteren fand. J. HAGEMANN (1910) und A. SCHÖN (1911), welche sich zuletzt mit Chordotonalapparaten bei andern Insektenordnungen befaßt haben, erwähnen beide ausdrücklich, von einer Vacuole im Sinne SCHWABES nichts gefunden zu haben. Auch ich vermochte zunächst nichts von diesen Gebilden zu entdecken. Textfig. 4 zeigt uns einen 6 μ-Längsschnitt durch den Endschlauch einer Sinneszelle mit anschließendem Stiftkörper von *Cheimatobia brum.* Hier war bei allen Endschläuchen trotz guter Fixierung (Formol-Chrom-Essigs.) und Differenzierung nach Eisenhämatoxylin nichts von einer Vacuole nachzuweisen. Schließlich fand ich diese Gebilde aber doch bei gleicher Behandlung und zwar einmal in der oben angegebenen Modifikation bei *Chimabacche fag.* (Textfig. 2 u. 8) und dann in ähnlicher



Textfig. 3.

Verlauf einer Sinneszelle aus dem in Textfig. 2 abgebildeten Organe von *Chimabacche fag.* Fix. u. Färb. wie dort. *Sz.*, Sinneszelle; *Szk.*, Sinneszellkern; *Va.*, Vacuolen; *Stftk.*, Stiftkörper; *Ef.*, Endfaden; *Ax.*, Achsenfaden; *Ek.*, Endknöpfchen; *Hz.*, Umhüllungzelle; *Hz. K.*, deren Kern; *Kz.*, Kappenzelle; *Kz. K.*, deren Kern. Die genauen Contouren der beiden letzten Zellen ließen sich nicht nach dem vorliegenden Präparat feststellen. ZEISS Comp. Oc. 12. Tbl. 145. H. Imm. 1/12. Zeich.-App. n. ABBE.

Ausbildung wie bei den Orthopterenstiften (nach SCHWABE) bei *Lycaena icarus.* In Textfig. 5 sehen wir eine Sinneszelle mit Stiftkörper von dieser Form abgebildet. Die Länge der Zelle bis zum Endknöpfchen (*E.K*) beträgt nur etwa 48 μ gegenüber etwa 75 μ bei *Chimabacche fag.* Der Längenunterschied ist auf den kürzeren Endschlauch (von der Sinneszelle bis zur Basis der Stiftkörper) zurückzuführen. Unterhalb des Stiftkörpers sehen wir hier nur eine große »Vacuole« von Apfelform.



Textfig. 4.

Stiftkörper von *Cheimatobia brum.* im 6 μ-Längsschnitt. *Ef.*, Endstrang; *EK.*, Endknöpfchen; *K. K.*, Kopfkanal; *Ax.*, Achsenfaden; *Stftw.*, Stiftwandung; *Szf.*, Sinneszellfortsatz. Fix. Formol-Chrom.-Essigs. Färb. Eisenhämatoxylin. ZEISS C.-Occ. 12. Tbl. 145. H. Imm. 1/12. Z.-App. n. ABBE.

Wie mögen diese verschiedenen Befunde über die »Vacuolen« nun in Einklang miteinander zu bringen sein? Eine befriedigende Antwort hierauf vermag ich nicht zu geben. Es wäre aber denkbar, daß wir in dem Vorhandensein oder Fehlen der Vacuolen nur verschiedene Zustände in der Spannung der Endschläuche zu erblicken haben, daß die »Vacuolen« bei straffer Spannung der Endschläuche verschwinden, bei Aufhebung derselben wieder auftreten. Doch die Entscheidung hierüber muß künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

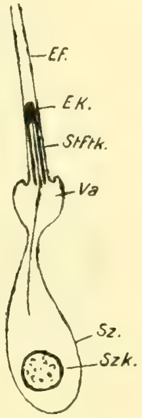
Der distale Teil der oberen Vacuole geht nun in den Stiftkörper über. Dieser ist, wie SCHWABE zeigte, ein drehrundes, hülsenartiges, meist längliches Gebilde, das in seinem Innern die »Nervenendigung« beherbergt.

Während die meisten Stiftkörper der Orthopteren den direkten Zusammenhang mit der Hypodermis verloren haben, geht die Wand des distalen Teiles unsrer Stiftkörper in einen Endstrang über, welcher an der Cuticula befestigt ist.

Über den Bau und Inhalt der Stifte sei folgendes hervorgehoben: Sie sind in unserm Falle von länglicher, aus den Textfig. 3 und 4 ersichtlicher Gestalt, ihre Länge variiert innerhalb geringer Grenzen; die längsten messen von der Basis bis zur Spitze (s. Anm. S. 25) etwa 20 μ, durchschnittlich sind sie etwa 15 μ lang. Ihr Durchmesser ist an der Basis zunächst sehr gering, etwa 1,5 μ, dann erweitert er sich ein wenig und bleibt fast konstant bis zur Höhe des im Innern des Stiftes liegenden

Endknöpfchens (Textfig. 3). Dicht unterhalb des letzteren beträgt er etwa 2 μ, distal vom Endknöpfchen verringert er sich dann schnell.

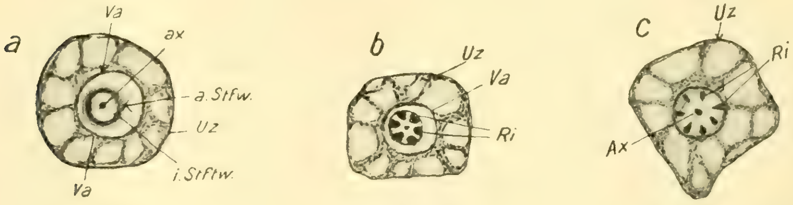
Die Wand des Stiftkörpers zeigt den von v. Adelung und Schwabe bei den Stiften der Orthopteren aufgedeckten charakteristischen Bau. Die äußere Stiftwand ist chitiniger Natur, sie nimmt keinen Farbstoff auf und hat dieselben optischen Eigenschaften wie benachbartes zartes Chitin. Diese Schicht scheint bei den Schmetterlingen stärker ausgebildet zu sein als bei den Orthopteren. Nach dem Stiftlumen zu nimmt die Wandung des Stiftkörpers Farbe (Eosin, Hämatoxyline usw.) auf und verhält sich hierin genau wie die innere dem Plasma benachbarte Wandung eines Chitinhaares oder die unter dem eigentlichen Chitin liegende Substanz ganz allgemein. Am deutlichsten treten diese beiden Substanzen an der Basis der Stiftkörper hervor, wie in Textfig. 6*a* dargestellt. Die färbbare Substanz der inneren Stiftwandung tritt uns nun weiter oben im Stiftkörper lokal verdickt in Form von Längsleisten oder »Rippen«, wie v. Adelung und Schwabe sagen, entgegen, welche auf Längsschnitten durch die Stifte als bandartige Verdickungen der Stiftwandung erscheinen. Bei den Orthopterenstiften zeigen sich vielfach zwei Bandzonen, bei uns ist jedoch immer nur eine deutlich vorhanden, deren Ausdehnung auf Textfig. 4 ersichtlich ist. Querschnitte zeigen uns im basalen Teil des Stiftes dicke in das Stiftlumen vorspringende Rippen in geringer Zahl, nämlich 4—6 (Textfig. 6*b*), nach dem Stiftkopf zu nehmen sie an Zahl zu, man zählt dann 7—8 (Textfig. 6*c*), in einzelnen Fällen habe ich auch 10 Rippen gezählt. Es ist demnach wahrscheinlich, daß auch hier eine Gabelung der dicken Rippen stattfindet, doch habe ich das nicht direkt beobachtet.



Textfig. 5.
Eine Sinneszelle aus einem Chordotonalorgan des Vorderflügels von *Lycaena icarus*. Fix. Formol-Chrom-Essigs. Färb. Eisenhämatoxylin. Zeiss Oc. 3. Tbl. 145. H. Imm. 1/12. Z.-App. Abbe.

Distalwärts geht die Stiftwand, wie erwähnt, in den Endstrang über, welcher sich färberisch genau wie die Rippen der Stiftwand verhält. Die Endstränge erscheinen in einiger Entfernung vom Endknöpfchen auf Querschnitten nach Eisenhämatoxylinfärbung als schwarze von einem feinen hellen Hof und weiter außen von einer grauen Masse (dem Plasma der Kappenzelle) umgebene Pünktchen, die nach der Insertionsstelle zu immer kleiner werden. Schwabe, welcher den

Endstrang vereinzelt bei *Acridium aegypticum* beobachtete und in seiner Fig. 17*b* abgebildet hat, meint, es ließe sich nicht entscheiden, ob der Endstrang zum Stiftkörper oder zur Kappenzelle gehöre. Ich müßte aber nach meinen zahlreichen Präparaten unbedingt das erstere annehmen. Die Endstränge bilden nach meiner Auffassung die letzten Reste des Zusammenhanges der Sinneszelle mit der Cuticula; bei der Zartheit dieser Verbindung dürfen wir uns nicht wundern, wenn sie schließlich ganz verschwindet, wie es in der Regel bei den Orthopteren geschieht. Auch J. HAGEMANN sagt von den Stiftkörpern, welche er bei *Corixa* fand: »Ich erinnere hier auch ausdrücklich noch einmal daran, daß nach meiner Auffassung der verlängerte Stift sich bis zum Integument fortsetzt, während bei den Orthopterenstiften die Verbindung durch die Kappenzellen hergestellt wird.« Um Mißverständnisse zu vermeiden, füge ich hinzu, daß, außer durch die Endstränge selbst, in unserm Falle die Befestigung noch durch die langgezogenen Kappenzellen und außerdem durch nahe der Cuticula gelegene Hypodermiszellen vermittelt wird.



Textfig. 6*a*—*c*.

Querschnitt durch die Umhüllungszelle in verschiedener Höhe der Stiftkörper Fig. *a* an der Basis, *c* etwa in der Mitte des Stiftkörpers, *b* zwischen beiden jedoch mehr nach der Basis zu. *Uz*, Umhüllungszelle; *Va*, Vacuole; *Stftw.*, Stiftwand; *a*, äußere; *i*, innere Stftw.; *Ri*, Rippen; *Ax*, Achsenfaden. Aus 5μ-Schnitte durch Organe des Vorderflügels von *Chimabacche fag.* Fix. Flemming. Färb. Eisenhämat. ZEISS C.-Occ. 12. Tbl. 145. H. Imm. 1/12. Z.-App. ABBE.

Wir kommen nunmehr zur Besprechung des Inhaltes des Endschlauches mit seiner Stiftkörperendigung. Der ganze centrale Teil der Endschläuche wird wie bei den Orthopterenorganen so auch in unserm Falle von dem sogenannten Achsenfaden durchzogen, der von der Sinneszelle kommt, die Vacuolen durchzieht, in das Stiftlumen eintritt und in dessen distalem Teile mit dem sogenannten Endknöpfchen endigt. Innerhalb der Vacuole ist der Achsenfaden etwas verdickt, im Stiftlumen beträgt sein Durchmesser nur einen Bruchteil eines μ.

Ich vermochte den Achsenfaden von dem Endknöpfchen rückwärts nur bis in die Nähe des Sinneszellkernes zu verfolgen, wo er sich aufzulösen scheint. Die Auflösung des Achsenfadens in feinste Fibrillen und eine Wiedervereinigung derselben im proximalen Teil der Sinneszelle nach dem von Schwabe bei den Orthopterenstiften festgestellten Modus konnte ich bei meinen Objekten nicht ermitteln.

Das Endknöpfchen erscheint bei unsern Organen als ein etwa 2—3 μ hohes, im Mittel etwa 1,5 μ dickes Körperchen, das an der Basis ein wenig dicker als am Ende ist. Die Achse des Endknöpfchens wird von einem feinen hell erscheinenden Kanal durchzogen, dem »Kopfkanal« der Autoren (s. Textfig. 4 *K.K*).

Im allgemeinen läßt sich kein ausgesprochener Unterschied im Bau der Endknöpfchen bei den Heterocera und den Rhopalocera nachweisen. Jedoch fand ich bei *Aphantopus hyperanthus*, einer Satyride, und *Lycaena icarus* Endknöpfchen von Flaschen- oder Glockenform, wie in Textfig. 7 abgebildet. Im Innern dieser Endknöpfchen ist ein deutlicher Kanal vorhanden, der, wie es scheint, das ganze Köpfchen durchzieht; ich hatte ganz den Eindruck, daß dieses nur eine Verdickung der Stiftwandung vorstellt.

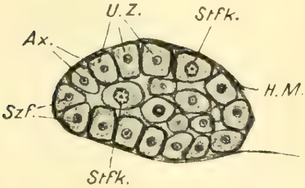
Textfig. 7.
Endknöpfchen eines Stiftkörpers von *Aphantopus hyper.* Fix. Formol-Chrom-Essigs. Färbung Eisenhämatoxylin; (schwach differenziert. Vergr. C. 4000×. Gez. freihändig.

Da Endknöpfchen, Achsenfaden sowie die Stiftwandung dasselbe färberische Verhalten gegen Hämatoxylin und Eosin zeigen (das Endknöpfchen erscheint wohl nur infolge seiner kompakteren Beschaffenheit etwas intensiver gefärbt als die beiden andern Gebilde), da ferner, soviel ich sehe, das erstere sowohl kontinuierlich in die Stiftwand als auch in den Achsenstrang überzugehen scheint, so neige ich der Ansicht zu, alle drei Gebilde als ein organisch Zusammenhängendes aufzufassen. Da ich die innere Stiftwandung als eine »Vorstufe« des Chitines betrachte, so müßten wir das gleiche mit dem Endknöpfchen und Achsenstrang tun. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint es fraglich, ob wir den Achsenfaden mit dem Endknöpfchen wirklich als nervöse, Reiz aufnehmende und weiterleitende Endigung betrachten dürfen. Vielleicht haben wir diesen Gebilden vielmehr Stützfunktion nach dem in neuester Zeit von R. Goldschmidt bei den Sinneszellen der Nematoden so energisch vertretenen »Koltzoffschen Prinzip« zuzuschreiben, während der Reiz durch das um den Achsenfaden befindliche Plasma allein dem Centralorgan zugeleitet wird. Doch ich will mich hier nicht länger auf diesem schwierigen Gebiete aufhalten, wo die Gegenstände an der Grenze unsres Wahrnehmungsvermögens liegen und die Beobachtungen leicht subjektiven Charakter annehmen.

Nachdem wir im vorigen die Sinneszelle der Scolopophoren besprochen haben, wollen wir jetzt kurz die Hilfszellen derselben betrachten, welche den Endschlauch mit der Stiftkörperendigung einhüllen.

Die sogenannte Umhüllungszelle umgibt den basalen Teil des Endschlauches und weiter die Vacuolen und den Stiftkörper bis etwa zum Endknöpfchen; wenn sie über letzteres hinausragt, so liegt sie jedenfalls dem Endstrange ganz dicht an. Der große sehr chromatinreiche Kern der Umhüllungszelle liegt, wie bereits oben erwähnt, in der Einbuchtung, die der Endschlauch zwischen den beiden Vacuolen erfährt, seine Lage und Form ist aus den Textfig. 2 und 3 ersichtlich, seine Länge betrug bei *Chimabacche fag.* etwa 7 μ, seine Breite etwa 4,5 μ bis etwa 2,5 μ, je nachdem, ob man den Kern von seiner breiten oder seiner schmalen Seite sieht.

Hinsichtlich des feineren Baues scheinen unsre Umhüllungszellen mit denen der Orthopteren übereinzustimmen. In beiden Fällen haben wir ein feines, weitmaschiges Protoplasmanetz mit großen Vacuolen; die Zellen erscheinen daher nach der üblichen Eisenhämatoxylinfärbung fast farblos.



Textfig. 8.

Cheimatobia brum. Vorderfl. Chordotonalorgan quer durch die Umhüllungszellen in Höhe des Stiftkörpers durchschnitten. *H.M.*, Hüllmembran; *U.Z.*, Umhüllungszellen; *Szf.*, Sinneszellenfortsatz; das schwarze Pünktchen *ax* in seinem Inneren ist der Achsenfaden; *Stftk.*, Stiftkörper. Fix. Formol-Chrom-Essigs. Färb. Eisenhämatoxylin. ZEISS Oc.6. Tbl.145. H.Imm.1/12. Z.-App. ABBE.

In einer Beziehung unterscheiden sich jedoch die Umhüllungszellen unsrer Organe auffällig von denen der Orthopteren, besonders denen der Acridier und Locustiden, nämlich im Querschnittsbilde. Bei den Orthopteren liegen die Scolopophoren isoliert in einer »hyalinen Zwischensubstanz« (wahrscheinlich Blutflüssigkeit), infolgedessen erscheinen die Hüllzellen auf Querschnitten annähernd kreisförmig. Bei unsern Organen hingegen sind die Scolopophoren dicht zu einem Bündel aneinander gedrängt, von hyaliner Zwischensubstanz ist hier nichts zu sehen. Infolge davon nehmen die Umhüllungszellen einen unregelmäßig polyedrischen, meistens einen fast rechteckigen Querschnitt an, wie auf den Textfig. 6 und 8 dargestellt. In den auf Textfig. 6*b* gegebenen Querschnittsbild einer Umhüllungszelle verhielt sich Breite zu Dicke wie 11 zu 9 μ.

Die Kappenzelle schließt sich der Umhüllungszelle distalwärts an, sie umhüllt also den distalen Teil des Stiftkörpers und den Endstrang. Ihre Konturen sind, je weiter vom Stiftkörper entfernt, desto schwieriger festzustellen. Färberisch unterscheidet sich die Kappenzelle von der Umhüllungszelle dadurch, daß sie sich wohl infolge ihrer faserigen Struktur intensiver färbt.

Der Kern der Kappenzelle ist spindelförmig, er liegt mit seiner Längsachse dem distalen Ende des Stiftkörpers an, meistens liegt er jedoch noch mehr distalwärts wie der in Textfig. 3 abgebildete Kern. Seine Chromatinverhältnisse stimmen mit denen der Umhüllungszelle überein. Die Länge der Kappenzellkerne beträgt etwa 7 μ.

Außer den Umhüllungs- und Kappenzellen treten noch weitere accessorische Zellen nahe der Cuticula auf, von diesen können jedoch keine Zellgrenzen, sondern nur die Lage der Kerne bestimmt werden. Es befindet sich nahe am distalen Insertionspunkt des Organes *C* (Textfig. 2) eine Anhäufung von kleinen runden Kernen bei *V* und etwas tiefer eine Schicht kleiner langgestreckter Kerne bei *IV*. v. Adelung hat ähnliche Kernlagen bei dem Subgenualorgan der Locustiden beobachtet. Die zu diesen Kernen gehörigen faserig strukturierten Zellen vermitteln zweifellos mit die Befestigung des Organes an der Cuticula.

IV. Allgemeine Betrachtung über die Verbreitung und Funktion der Chordotonalorgane.

Am Ende unsrer morphologisch-histologischen Skizze angelangt, drängen sich uns mehrere allgemeine Fragen nach der Verbreitung, Herkunft und Funktion der Chordotonalorgane auf.

Es ist so gut wie gewiß, daß außer den von uns in den Flügelwurzeln gefundenen Chordotonalorganen solche auch noch in andern Teilen des Schmetterlingsleibes vorkommen. Zu dieser Annahme zwingen uns Gründe vergleichend-anatomischer Natur. Finden wir doch, wie aus einer wertvollen tabellarischen Zusammenstellung Grabers (Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XX S. 558/59) und aus den späteren Arbeiten von Janet, Hagemann, Holste und Schön hervorgeht, bei andern Insektenordnungen außer in den Flügelwurzeln Chordotonalorgane an der Basis der Antennen und der Mundwerkzeuge, an verschiedenen Stellen des Thorax, in allen drei Beinpaaren sowie in den Abdominalsegmenten. Alle diese Befunde stehen aber wegen mangelnder systematischer Durcharbeitung vereinzelt da. Von der einen Ordnung sind beispielsweise Chordotonalorgane nur aus den Beinen, von einer andern nur aus dem Thorax bekannt geworden usw. Am vollständigsten scheint die Untersuchung an den Larven und Imago von *Dytiscus* durchgeführt zu sein, wo unsre Sinnesapparate durch Leydig und

Graber an der Basis der Antennen, an den Mundteilen, in den drei Beinpaaren, den Hinterflügeln und in den meisten Abdominalsegmenten nachgewiesen wurden.

Damit wir zu einem vollen Verständnis der Chordotonalorgane gelangen, muß die nächste Aufgabe sein, Vertreter der einzelnen Insektenordnungen vollständig auf das Vorkommen dieser Organe hin durchzuuntersuchen.

Erst auf der Basis annähernd vollständiger morphologischer und histologischer Tatsachen wird an die Beantwortung der Frage nach der Funktion der Chordotonalorgane mit Erfolg gegangen werden können.

Bisher nimmt man für diese fast allgemein Gehörfunktion an, das mag auch z. B. für die hochentwickelten, tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren zutreffen. Ob dies aber auch für die einfacher gebauten Organe (ohne Tympanaleinrichtung) gilt, ist zweifelhaft. Die Hypothese einiger Forscher, wie Loeb und E. Weinland, welche in solchen einfacheren Organen statische, zur Wahrnehmung der Eigenbewegungen des Körpers dienende Sinnesapparate erblicken, hat vieles für sich.

Was nun die Frage nach der Funktion der Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel speziell anbetrifft, so läßt sich auch hier mit voller Sicherheit noch nichts sagen. Die Frage, ob Schmetterlinge hören können, ist in neuerer Zeit öfter gestellt und in diesem Jahre erst von R. Stobbe auf Grund von Experimenten hin bejaht worden. Den Sitz des Gehöres vermochte dieser Autor aber nicht festzustellen; sicher kommen nach seinen Beobachtungen aber weder die Antennen noch ein am ersten Abdominalsegment vorkommender, von Deegener entdeckter und provisorisch für ein Gehörorgan gedeuteter Sinnesapparat als Sitz des Hörvermögens in Betracht.

Herr Stobbe hatte auch einem Versuchstiere die Flügel abgeschnitten und daraufhin noch deutliche Reaktion auf Geräusche konstatiert. Bei dieser Behandlung sind aber die Chordotonalorgane in der Flügelwurzel wahrscheinlich nicht verletzt worden. Wie mir der Autor auf eine Anfrage freundlichst mitteilte, vermutete er etwaige Gehörorgane mehr auf der großen Flügelfläche, und er hält es selbst für wahrscheinlich, daß die in der Wurzel der Flügel befindlichen Chordotonalorgane, von deren Vorhandensein er nichts wußte, bei seinen Operationen nicht mit entfernt wurden. Es bleibt also die Möglichkeit, daß wir in diesen Organen die Gehörapparate der Schmetterlinge vor uns haben, bestehen, solange nichts anderes bekannt wird.

Besonders die Befunde bei den Satyriden, wo es zur Ausbildung eines deutlichen Trommelfelles, großer Tracheenblasen und andrer Hilfseinrichtungen kommt, lassen auch mich vermuten, daß wir hier wenigstens schallpercipierende Organe vor uns haben. Die sich anschließende Frage, was denn für Töne oder Geräusche aufgenommen werden, ist ungemein schwer zu beantworten. Handelt es sich bei der Perception nur um Töne, welche von derselben Art erzeugt werden, oder können auch andere Töne wahrgenommen werden? Bis jetzt können wir diese Fragen noch nicht entscheiden. Tatsache ist aber, daß bestimmte Schmetterlinge imstande sind, bestimmte Töne oder Geräusche zu erzeugen. Am bekanntesten ist wohl der relativ laute, zirpende Ton des Totenkopfschwärmers. Aber auch andere verbürgte Fälle liegen vor, unter anderen ein von CH. DARWIN beobachteter. Eine Zusammenstellung über diesen Gegenstand findet man bei BERLESE »Gli Insetti« I. p. 704/705 und in einem Aufsatze von A. JAPHA, in dem dieser Autor auch einen neuen Fall von Lauterzeugung bei einem südamerikanischen Schwärmer mitteilt. Von beiden Autoren werden insgesamt etwa 20 Arten namhaft gemacht, bei denen eine Erzeugung von Geräuschen oder Tönen beobachtet wurde.

Wenn wir sonst nichts von Tonerzeugung bei Schmetterlingen wissen, so mag das seinen Grund darin haben, daß die erzeugten Töne oder Geräusche für unser Ohr meistens zu leise sind. Für diese Ansicht spricht auch das Verhalten der Versuchstiere STOBBES, welche auf ganz leise Quietschtöne am besten reagierten.

Tübingen, im September 1911.

Literaturverzeichnis.

N. VON ADELUNG, Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV. 1892.

BERLESE, Gli Insetti I. Mailand 1909.

A. BOLLES LEE, Les balanciers des Diptères. Recueil zoologique suisse. 1. sér. Bd. II. 1885.

— Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. S. 133.

— Les Organes chordotonaux des Diptères et la Méthode du chlorure d'or. Rec. zool. Suisse. Tome I.

P. DEEGENER, Über ein neues Sinnesorgan am Abdomen der Noctuiden. Zool. Jahrb. Anatomie. Bd. XXVII. 1909.

R. GOLDSCHMIDT, Das Nervensystem von Ascaris megalocephala. Festschrift f. R. HERTWIG. Bd. II. 1911.

V. GRABER, Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Denkschriften der Kgl. Akademie der Wissenschaften. Wien 1875.

— Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX u. XXI.

— Über neue otocystenartige Sinnesorgane der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. 1878. Bd. XVI.

C. GROBBEN, Über bläschenförmige Sinnesorgane usw. der Larve von Ptychoptera contaminata. Sitzb. der Kais. Acad. d. Wiss. Wien 1875.

JOH. HAGEMANN, Beiträge zur Kenntnis von Corixa. Diss. Greifswald 1910.

V. HENSEN, Über das Gehörorgan von Locusta. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI. 1866.

C. HERBIG, Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von Gryllus domesticus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI.

GEORG HOLSTE, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Diss. Marburg 1910.

CHARLES JANET, Observations sur les fourmis. Limoges 1904.

A. JAPHA, Über tonerzeugende Schmetterlinge. Schriften des Phys.-ökon. Ges. Königsberg. Bd. XLVI.

LOEB, Sitzungsbericht der phys.-med. Gesellschaft. Würzburg 1888.

— Der Heliotropismus der Tiere. Würzburg 1890.

FR. LEYDIG, Zum feineren Bau der Arthropoden. MÜLLERS Archiv für Anatomie. Physiologie usw. 1855.

— Über Geruchs- u. Hörorgane der Krebse und Insekten. REICHERT und DUBOIS Archiv für Anat. u. Phys. 1860.

J. LUBBOCK, On some Points in the Anatomy of Ants. Royal Microscopial Society. 1877.

P. MAYER, Zur Lehre von den Sinnesorganen bei den Insekten. Zool. Anz. II. 1879.

— Sopra certi organi di senso nelle antenne dei Ditteri. Reale Academ. Dei Lincei 1879. Roma.

KARL PETER, Über einen Schmetterling mit Schallapparat, Endrosa (Setina) aurita var. ramosa.

O. PROCHNOW, Die Lautapparate der Insekten. Ein Beitrag zur Zoophysik und Descendenztheorie. Int. Entom. Zeitschr. Guben. Bd. I.

ARNOLD SCHÖN, Bau und Entwicklung des tibialen Chordotonalorgans bei der Honigbiene und bei Ameisen. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog. Bd. XXXI. 3. Hft. 1911.

J. SCHWABE, Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica 1906.

TH. v. SIEBOLD, Über das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren. WIEGMANNS Archiv für Naturgeschichte. 10. Jahrg. 1844.

R. STOBBE, Über das abdominale Sinnesorgan und über den Gehörsinn der Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Noctuiden. Berlin. Sitzb. Nat.-Forsch. 1911. 8.

R. VOGEL, Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel u.s.w. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.

E. WEINLAND, Über die Schwinger der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LI. 1891.

A. WEISMANN, Metamorphose der Corethra plumic. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen für alle Tafelfiguren:

A, Anhangskammer;
Bl, Blutzellen;
Bu, Bucht;
C.G, Costalgruppe;
Ch.L, Chitinleiste;
Ch.N, Chordotonalnerv;
Ch.O, Chordotonalorgan;
C.N, Costalnerv;
Cu, Cuticula;
Fe, Fettzellen;
Gr.Z, Große Zelle;
h, hinten;
H.R, Hinterrand;
Hyp, Hypodermis;
Hyp.K, Hypodermiskern;
I, *II* usw., α u. β, die Adern des Flügels;
K_1, K_2, K_3 usw., Kammer 1, 2, 3 usw.;
Li, Ligament;
Mu, Muskeln;
NI, *NII*, *NIII*, Nerv I, II, III;
o, oben;
O.S.K, Sinneskuppeln der Subcostalgruppe;
S, Scheidewand;
SI, *SIV*, *SVII*, Schnitt I, IV, VII;
Sc.G, Subcostalgruppe;
Sch.A, Schuppenalveolen;
Schw, Schuppenwand;
Tr, Trachee;
Trbl, Tracheenblase;
Trbl.I, Tracheenblasenintima;
Tymp, Tympanum;
Tymp, *R*, Tympanalring;
u, unten;
U.S.K, Sinneskuppeln d. Costalgruppe;
v, vorn;
Va, Hohlräume;
Verw, Verwachsung;
V.K, vordere Kammer;
Vl.qu, Verbindungsleisten, quer;
Vl.l, Verbindungsleisten, längs;
V.N, Vorderflügelnerv;
V.R.A, Vorderrandader;
V.R.A.N, Vorderrandadernerv.

Tafel VII.

Fig. 1—7. Querschnittsbilder durch die Wurzel des Vorderflügels von *Hyponomeuta pad.* in proximal-distaler Reihenfolge. *v* = vorn, *h* = hinten, *o* = oben. Fix. Pikrins.-Subl. Färb.: Eosin-Hämatoxylin. Zeiss, Oc. 2 Tbl. 145. Obj. C. Leitz. Z.-App.

Fig. 8—10. Querschnittsbilder durch die Wurzel des Hinterflügels derselben Species. Behandl. und Bezeichnung wie oben.

In den Fig. 4—7 und 9—10 wurde nur der vordere, für uns in Betracht kommende Teil des Flügels abgebildet.

Fig. 1—10. Nerven und Sinneszellen rot; Cuticula schwarz.

Fig. 11. Die Vorderflügelbasis von *Hyponomeuta pad.* mit der Nervenverzweigung, insbesondere mit den Chordotonalnerven und den durch rote, punktierte Linien in ihrer Lage angedeuteten Chordotonalorganen. Die Schnitte, die zu den Fig. 1, 4 u. 7 gehören, wurden als punktierte Linien unter *SI*, *SIV* und *SVII* eingetragen. Fix.: Pikrins.-Subl. Später mit $^1/_{10}$% Os04 behandelt und mit Borax-Karmin gefärbt. Zeiss, Oc. 2, Tbl. 145, Obj. A. Leitz Z.-App. Nerven und Chordotonalorgane rot.

Fig. 12. Flächenansicht des Tympanums und seiner Umgebung vom Vorderflügel von *Aphantopus hyperanthus.* Die Schuppen, welche auf dem hinteren Tympanalring und auf der Wurzel der α-Ader stehen und welche das Trommelfell größtenteils überdachen, wurden nur zum geringen Teil eingezeichnet. Kanadabalsam-Dauerpräparat. Fix.: Alkohol. ZEISS, Oc. 3, Tbl. 145. Obj. A. LEITZ Z.-App.

Tafel VIII.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Vorderflügelwurzel von *Lycaena icarus.* Man sieht die Sinneskuppelgruppen auf der Ober- und Unterseite des Flügels, sowie die Chordotonalorgane angeschnitten. Die Punktlinie deutet den weiteren Verlauf des betreffenden Chordotonalorganes an. Fix.: Formol-Chrom-Essigs. Färb.: Eisenhämatoxylin. ZEISS, Oc. 1, Tabl. 0, Obj. E. Z.-App.

Fig. 14. Übersichtsbild über die Vorderflügelbasis von *Epinephete Jurtina.* Man sieht die Verzweigung der Nerven, das Tympanum und die an diesem inserierenden Chordotonalorgane. Nerven und Chordotonalorgane: rot. Fix. Absoluter Alkohol. Färb.: Hämatoxylin nach DELAFIELD. ZEISS, Oc. 1, Tbl. 0, Obj. A A. LEITZ Z.-App.

Fig. 15—17. Querschnitte durch die Blasenadern von *Coenonymphe pamph.* in distal-proximaler Reihenfolge. Fix.: FLEMMING. Färbung: Eisenhämatoxylin. ZEISS, Oc. 1, Fbl. 0, Obj. AA. Z.-App.

Fig. 18. Querschnitt durch die Blasenader IV von *Coenonymphe pamph.* Fix.: FLEMMING. Färb.: Eisenhämatoxylin. ZEISS, Oc. 2, Tbl. 145, Obj. C. Z.-App.

Fig. 19. Längsschnitt, ebendaher. Fix.: FLEMMING. Färb.: Eisenhämatoxylin. ZEISS, Oc. 2, Tabl. 145. H.-Imm. 1/12. Z.-App. ABBE.

Histologische Studien über Insekten.

II. Das sensible Nervensystem der Aeschnalarven.

Von

Alexius Zawarzin.

(Aus dem anatomisch-histologischen Laboratorium der Univ. St. Petersburg.)

Mit 9 Figuren im Text und Tafel IX—XI.

In meiner vorhergehenden Arbeit über den Bau des Herzens und dessen Innervation bei *Aeschna*-Larven habe ich bereits die Motive angegeben, welche mich veranlaßten die Untersuchung des Nervensystems der Insekten vorzunehmen. Das Hauptsächlichste derselben ist die äußerst beschränkte Zahl der mit Spezialmethoden angestellten Untersuchungen dieses Systems, sowie der Widerspruch der Resultate derselben.

Außerdem ist aus der ganzen Gruppe der Arthropoden, ungeachtet dessen, daß über einzelne Vertreter derselben (hauptsächlich aus den Crustaceen) eine Reihe glänzender Arbeiten von RETZIUS, BETHE, VOM RATH, R. CAJAL, CLAUS und vielen andern Forschern vorhanden sind, bei keinem Tiere (mit Ausnahme vielleicht von *Astacus*) das Nervensystem, sowohl das centrale als auch das periphere, vollkommen studiert worden. Dieses bezieht sich besonders auf das sensible Nervensystem, in welchem die Elemente eine große Einförmigkeit aufweisen, infolgedessen dasselbe in den angeführten Arbeiten keinem detaillierten und systematischen Studium unterworfen wird; in der Mehrzahl der Fälle begnügen sich die Forscher bloß mit der Aufstellung allgemeiner Prinzipien.

Für jeden physiologischen Versuch an den Sinnesorganen eines Tieres ist zunächst nicht das allgemeine Prinzip des Baues des sensiblen Nervensystems erforderlich, sondern die Kenntnis der genauen Verbreitung seiner Elemente im ganzen Körper des Tieres. In dieser Hinsicht leiden viele Arbeiten über Arthropoden Mangel. Die Aufgabe meiner Arbeit bestand somit darin: erstens die widersprechenden Befunde in den Arbeiten meiner Vorgänger nach Möglichkeit klarzustellen und zweitens ein möglichst volles und detailliertes Bild des sensiblen Nervensystems eines Vertreters der Gruppe zu geben.

I. Material und Methode.

Als Material für meine Untersuchungen dienten mir Larven von Wasserjungfern vom Genus *Aeschna* und zwar von drei der hier verbreitetsten Arten: *Aeschna grandis* L.; *Aeschna juncea* L. und *Aeschna cyanea* Müll. Diese drei Arten unterscheiden sich selbst im Imagostadium wenig voneinander; die Larven unterscheiden sich jedoch nur durch die Pigmentierung; im übrigen weisen sie den gleichen Bau auf. In der weiteren Ausführung werde ich sie infolgedessen nicht unterscheiden, da augenscheinlich alles auf die eine Art bezügliche sich auch auf die beiden andern bezieht.

Bereits in meiner früheren (49) Arbeit habe ich die Gründe auseinander gelegt, warum ich als Grundobjekt meiner Untersuchungen die Larven von Wasserjungfern gewählt habe und will mich daher hier damit nicht weiter aufhalten.

Für die Färbung des Nervensystems benutzte ich ausschließlich das Methylenblauverfahren. Ich injizierte den Larven verschiedene Mengen (bis zu 1 ccm) Methylenblaulösungen verschiedener Konzentration (bis $^1/_2\%$) in 0,75% Kochsalzlösung, und fixierte dieselben nach Verlauf einer gewissen Zeit (bis 3 Stunden) in 8%—10% Lösung von molybdänsaurem Ammonium. Nach dem Auswaschen in Wasser wurden aus einzelnen Körperteilen in gewöhnlicher Weise Totalpräparate angefertigt. Irgendwelche bestimmte Angaben kann ich nicht geben, weil das ganze Geheimnis des Verfahrens nur in einer gewissen Praxis besteht; häufig werden aus scheinbar ganz unbedeutenden Gründen keine Resultate erzielt.

Außer dem Methylenblauverfahren wandte ich zum Studium einiger Einzelheiten im Bau des Chitinapparates der Sinnesorgane auch die übliche Methode der Paraffinschnittserien an.

II. Literaturübersicht.

In der vorliegenden Arbeit bespreche ich außer dem sensiblen Nervensystem der Insekten auch deren Sinnesorgane, infolgedessen ist es erforderlich auch die Literaturübersicht in zwei Teile zu scheiden. Zunächst werde ich die Arbeiten über die Sinnesorgane in Betracht ziehen. Diesen Organen, ungerechnet das Sehorgan, welches ich nicht untersucht habe, ist eine ungeheure Menge von Arbeiten gewidmet. Da ich jedoch in dieser Arbeit hauptsächlich das Nervensystem berücksichtige, so will ich nicht ausführlich die einzelnen Untersuchungen aufzählen, sondern nur eine allgemeine Charakteristik geben.

Fast sämtliche Arbeiten über die Sinnesorgane der Insekten sind entweder direkt an frischem Material an Totalpräparaten oder sog. Quetschpräparaten, oder vermittels der gewöhnlichen Schnittmethode ausgeführt worden, wobei häufig für die Erweichung des Chitins Eau de Javelle angewandt worden war (Nagel [32]). Es ist natürlich, daß bei Anwendung einer derartigen Methode hauptsächlich der Chitinapparat der Sinnesorgane dem Studium zugänglich war.

In andern Arbeiten, welche auch an Schnitten, jedoch von fixierten Präparaten, angestellt waren, werden auch andre Bestandteile der Sinnesorgane und zwar Drüsen- und Nervenelemente beschrieben. Auch auf diese Arbeiten bezieht sich, wenngleich in geringerem Maße, das von den Arbeiten der ersten Kategorie Ausgesagte, daß in ihnen nämlich relativ wenig der hauptsächlichste Bestandteil eines jeden Sinnesorgans, nämlich dessen Nervensystem, in Betracht gezogen wird. Dieser Umstand hängt natürlich von der geringen Tauglichkeit der Methode ab. Es ist recht schwer, bisweilen sogar vollkommen unmöglich, auf Schnitten eine Nervenzelle von einer Drüsen- oder trichogenen Zelle zu unterscheiden, infolge einer vollkommenen Abwesenheit von objektiven Kennzeichen. In derartigen Arbeiten sind daher stets hinsichtlich der Nervenapparate Widersprüche vorhanden.

Angefangen von der bekannten Arbeit von Leydig (25) über *Corethra*, ist, durch eine Reihe von weiteren Arbeiten andrer Forscher, bei Insekten das Vorhandensein folgender Sinnesorgane festgestellt worden. Weit verbreitet sind zunächst Tasthaare, die auf der ganzen Oberfläche des Körpers verstreut sind. Verschiedene Autoren beschreiben ferner eine Reihe von Organen unter der Bezeichnung: »Kegel«, »Grubenkegel«, »Geschmackskegel«, »Gruben ohne Kegel«, »Membrankanäle«, »Porenkanäle« u. dgl. Diese Organe wurden vorwiegend auf den Kopfanhängen untersucht und fast von allen Forschern als Geschmacks- oder Geruchsorgane anerkannt (meiner Meinung nach ist es zutreffender, dieselben nach Nagel (31) als Organe des chemischen Sinnes zu bezeichnen), wobei einige Autoren für die Kegel auch eine Tastfunktion nicht ausschließen. Die hierauf bezügliche Literatur sowie eine kritische Übersicht derselben ist in den Arbeiten von Kräpelin (23), Graber (12), vom Rath (36), Nagel (31) und Röhler (43) vorhanden.

Die dritte Gruppe der Sinnesorgane der Insekten bilden die »Gehörorgane«, die sog. tympanalen und chordotonalen Organe. Die ersteren sind bei verschiedenen Vertretern der Orthopteren von von Siebold, Graber (14), Adelung und in letzterer Zeit von Schwabe (44) beschrieben worden. Bei den *Aeschna*-Larven werden sie nicht angetroffen, infolgedessen ich mich bei denselben hier nicht weiter aufhalten werde.

Die chordotonalen Organe sind jedoch von Graber (14) bei den Vertretern fast sämtlicher Insektenordnungen gefunden worden, dabei in den verschiedensten Körperteilen. Auch Schwabe (44) beschreibt in seiner Monographie den feineren Bau dieser Organe. Nach ihm besteht ein jedes derartiges Organ oder Otarium aus je einer Kappen-, Drüsen- und Nervenzelle. Der periphere Fortsatz der letzteren ist nach Schwabe in einen besonderen charakteristischen Stift oder Scolopophor umgewandelt, in dessen Hohlraum ein Bündel von Neurofibrillen verläuft. Den Gehörorganen gehört auch das hauptsächlich von Child (7) beschriebene Jonstonsche Organ an. Ausführlichere Literaturangaben über diese Organe werde ich an entsprechender Stelle weiter unten geben.

Die Sinnesorgane der Wasserjungfern und ihrer Larven sind in der Literatur nur verhältnismäßig wenig berührt worden[1].

Lespés (28) hat bei den Imagines der Agrionidae auf den Antennen besondere Tympanulae beschrieben, welche er für Gehörorgane hielt.

Packard (34) hat auf dem Epipharynx von einigen *Aeschna*-Arten (Imago) Geschmacksorgane gesehen.

Nagel (31) berichtet in seiner großen Monographie auch über morphologische und physiologische Untersuchungen der Geschmacksorgane von *Aeschna*-Larven. Auf Grund dieser Untersuchungen war er zum Schluß gekommen, daß bei den *Aeschna*-Larven auf den Mundanhängen besondere Tastorgane, Geschmacksorgane dagegen nur auf der unteren Fläche des Labrum und auf dem Epipharynx in reichlicher Zahl und gut entwickelt vorhanden sind.

Über den sensiblen, mit sämtlichen oben angeführten Sinnesorganen zusammenhängenden Nervenapparat sind eine Reihe von Befunden sowohl mit den gewöhnlichen als auch mit Spezialmethoden erhoben worden.

---

[1] Hier muß ich das in meiner Arbeit über das Herz (48) Ausgesagte noch einmal wiederholen, daß ich nämlich für eine Vollständigkeit der Literaturangaben nicht einstehe, da viele derselben, welche in Arbeiten, die nicht unmittelbar mein Thema betreffen, zerstreut sind, leicht mir entgangen sein können.

Leydig (25) bereits hat große mit Haaren in Zusammenhang stehende Zellen, welche er für Nervenzellen hielt, beschrieben. Obgleich diese Zellen als trichogene erwiesen wurden (Semper [46]), so wurden dennoch echte Nervenzellen der Haare und andre Organe bald von einer Reihe von Forschern beschrieben (Hauser [18], Kunkel et Gazagnaire [23], Viallannes [47], Gazagnaire [11], Claus, vom Rath [36] und viele andre). Die die Sinnesorgane bei Insekten innervierenden Nervenzellen sind nach Ansicht sämtlicher erwähnter Forscher bipolar und liegen unterhalb des Hypoderma. Ihr peripherer Fortsatz dringt in das sensible Organ ein, während der centrale in die zu den Ganglien verlaufenden Nerven eintritt.

Das Nervensystem der Insekten ist auch vermittels Spezialmethoden (Vergoldung, Golgiverfahren, Methylenblaumethode) untersucht worden. Viallannes (47) beschreibt bei verschiedenen Insekten unmittelbar unterhalb der Hypoderma multipolare Nervenzellen, welche ihm mit Gold zu imprägnieren gelungen war. Rina Monti (31) färbte bei Larven von Cerambyciden auf den Muskeln und unterhalb des Hypoderma Nervengeflechte, die aus multipolaren Zellen bestanden, wobei es ihr offenbar nicht gelungen war, die Beziehungen derselben zueinander und zu den Centren klarzustellen.

Holmgren (16, 17), welcher wie R. Monti seine Untersuchungen mit Hilfe des Methylenblauverfahrens angestellt hatte, untersuchte die Raupe von *Sphinx ligustri* und andrer Schmetterlinge. Er fand unterhalb des Hypoderma zahlreiche zerstreute, sowohl multipolare als auch bipolare Zellen. Diese Zellen sind stets einzeln gelagert ohne Ganglienanhäufungen zu bilden. Die bipolaren Zellen treten hierbei mit einem Fortsatze (dem centralen) in den Nerv ein, während sie mit dem andern (peripheren) entweder in einem Härchen oder direkt zwischen den Hypodermazellen endigen.

Die multipolaren Zellen bilden mit ihren Dendriten unter dem Hypoderma ein Netz, wobei die Dendriten der benachbarten Zellen miteinander verschmelzen (Kontinuität). Die centralen Fortsätze dieser Zellen treten in die Nerven ein und verlaufen zu den Ganglien. Dieses Netz umflicht zuweilen auch die Drüsenzellen der Haut. Holmgren schreibt diesen multipolaren Zellen die Bedeutung eines selbständigen peripheren Systems zu, welches abseits von der receptorisch-motorischen Grundbahn steht.

vom Rath (39, 40) untersuchte das sensible System der Arthropoden gleichfalls mit Spezialmethoden (Methylenblaumethode, Golgimethode). Von Insekten untersuchte er in dieser Richtung die Antennen und die Palpen von *Vespa, Bombus, Ichneumon, Anthophora, Eucera, Formica* und *Locusta.* Bei keinem dieser Insekten fand er gangliöse Anhäufungen von sensiblen Zellen. Die Zellen selbst sind stets bipolar. Ihr peripherer Fortsatz verzweigt sich niemals und endigt nach dem Eintritt in das Härchen an dessen Spitze. Außer den receptorischen bipolaren Zellen hat vom Rath bei Insekten nichts gefunden.

Die letzte Arbeit über das sensible Nervensystem der Insekten gehört Duboscq (10) an. Er untersuchte dasselbe vermittels des Golgiverfahrens und der Methylenblaumethode bei *Forficula auricularia.* Dieser Forscher fand, daß auch hier einem jeden Härchen eine bipolare Zelle entspricht, deren peripherer Fortsatz an das Härchen herantritt und an dessen Basis endigt, jedoch nicht in dasselbe eindringt, wie es vom Rath annimmt. Die Bilder, welche dieser Forscher auf seinen Präparaten gesehen hat, erklärt Duboscq durch die Unvollkommenheit der Methode. vom Rath behandelte seine Präparate vorwiegend nach Golgi, nach diesem Verfahren wurden jedoch nicht nur Nervenfasern, sondern auch verschiedene Kapillarräume imprägniert. Die Fortsetzungen der Nervenfasern in den Hohlraum der Haare, welche vom Rath gesehen hat, waren somit keine Nervenfasern, sondern imprägnierte Hohlräume der Haare.

Duboscq beschreibt unter anderm die Beziehungen der peripheren Fortsätze der sensiblen Zellen zu einzelligen Hautdrüsen. Er nimmt an, daß diese Fortsätze in den Leib der Drüsenzellen eindringen und in ihnen in der Nähe des Kernes endigen. Hinsichtlich der von Viallannes, Rina Monti und Holmgren (siehe oben) beschriebenen multipolaren Zellen stellt Duboscq ihre Nervennatur in Abrede und hält sie für Bindegewebszellen.

Aus der Zusammenstellung der Arbeiten von R. Monti, Holmgren, vom Rath und Dubosq ist ersichtlich, daß die Resultate dieser Forscher eine Reihe von Widersprüchen aufweisen, erstens hinsichtlich der Endigungsweise an den Haaren des peripheren Fortsatzes der sensiblen Zellen und zweitens hinsichtlich der Frage über das Vorhandensein und die Natur der multipolaren Zellen. In diesen Arbeiten ist außerdem die Frage über die Innervation anderer Sinnesorgane als der Tasthaare gar nicht berührt.

III. Eigne Beobachtungen.

Vermittels der Färbungsmethode mit Methylenblau gelang es mir eine recht vollkommene Färbung des sensiblen Nervensystems und zwar im Bereiche der ganzen Körperoberfläche zu erhalten. Außerdem ist es mir auch gelungen meine Präparate mit molybdänsaurem Ammonium zu fixieren, infolgedessen meine Untersuchung sich nicht nur auf eine Untersuchung der frischen Präparate (wie es z. B. bei VOM RATH und DUBOSCQ der Fall war), beschränkte, sondern in einem genauen Studium von Dauerpräparaten bestand.

Die von mir untersuchten *Aeschna*-Larven (*A. cyanea*, *A. juncea*, *A. grandis*) sind sehr wenig pigmentiert, infolgedessen hatte ich die Möglichkeit an ihnen die sensiblen Nervenelemente fast überall zu studieren. Weniger erforscht habe ich nur die oberen Decken des Kopfes und die Tergiten der Brustsegmente.

1. Antennen.

(Taf. IX, Fig. 1, 2, 3, 4, 5.)

Die Antennen der *Aeschna*-Larven sind fadenförmig und sind in Abhängigkeit von dem Alter aus einer verschiedenen Anzahl von Gliedern zusammengesetzt. (Junge Larven haben drei bis viergliederige, größere fünf- bis siebengliederige Antennen.)

Das basale (erste) Glied (Taf. IX Fig. 4, I) ist bedeutend dicker als alle übrigen, da es die die Antenne bewegenden Muskeln enthält. Das folgende Glied (Taf. IX Fig. 4, II) ist desgleichen etwas verbreitert; in ihm ist das Jonstonsche Organ gelegen. Die übrigen Glieder (Taf. IX Fig. 4, III und Fig. 3) sind bedeutend dünner und länger als die zwei ersten, während das letzte (Taf. IX Fig. 2) zum freien Ende zugespitzt ist. Längs der ganzen Antenne sind nicht besonders zahlreiche Tasthärchen verstreut; an den beiden ersten Gliedern sind dieselben in etwas größerer Zahl vorhanden als an den übrigen, jedoch viel kürzer (auf Fig. 4 Taf. IX sind nicht alle Härchen abgebildet).

An jedem dieser Härchen bildet die Chitindecke eine kleine Vorwölbung, welche von einer Seite die Basis des Härchens etwas verdeckt. In dem Chitin verläuft unterhalb des Haares in schräger Richtung ein Kanal, von dessen Basis bis zum Hohlraum des Gliedes.

Auf den übrigen Gliedern sind die Haare länger und weisen einen etwas abweichenden Bau auf. An der Ursprungsstelle eines derartigen fadenförmigen Härchens ist in der Chitindecke eine runde Vertiefung, die gleichsam von einem stärker gefärbten Chitinwall umgeben ist (Taf. IX Fig. 1 und 5). Von dieser Vertiefung verläuft in schräger Richtung durch das Chitin ein Kanal (Fig. 1 und 5 Taf. IX *k*), welcher, wie im ersten Falle, sich bis zum Hohlraum des Haares erstreckt. Das Härchen ist in der Vertiefung durch eine Chitinmembran dermaßen befestigt, daß es nach allen Richtungen beweglich ist.

Außer den Härchen sind auf allen Gliedern, jedoch durchaus nicht immer, nicht zahlreiche (zu je einem oder zwei auf jedem Gliede) Gebilde vorhanden, welche zuerst Lespés (29) unter der Bezeichnung »Tympanulae« beschrieben hat. Diese Organe stellen runde von einem Wall gefärbten Chitins umgebene Grübchen dar, welche von einer Chitinmembran verdeckt sind. An dieselben tritt, wie auch an die Härchen, ein die Dicke des Chitins durchsetzender Kanal heran. Diese Organe stellen somit die sog. Gruben ohne Kegel oder die Membrankanäle der Autoren dar. An der Spitze des letzten Gliedes verliert das Chitin auf einer Seite vollkommen seine Färbung und wird glasartig durchsichtig. An der äußersten Spitze (Taf. IX Fig. 2, *k*) wird es rasch feiner, infolgedessen gleichsam ein breiter, trichterförmiger Kanal entsteht, dessen enger (distaler) Teil von der Umgebung nur durch eine dünne Chitinschicht geschieden ist. Neben dieser Stelle ist stets ein kurzes fadenförmiges Härchen angeordnet (Taf. IX Fig. 2 *th*). Auf der andern Seite der Antennenspitze ist das Chitin mehr oder weniger intensiv braun gefärbt; hier liegt eine kleine Gruppe von (vier bis fünf) Kegeln (Taf. IX Fig. 2, *k*).

Der Nervenapparat sämtlicher dieser Organe ist sehr einförmig gebaut und besteht aus gewöhnlichen receptorischen bipolaren Zellen.

Sämtliche auf den Antennen gelegene Härchen sind Sinnesorgane; jedem derselben entspricht eine receptorische Zelle; diese liegen unterhalb des Hypoderma, mehr oder weniger entfernt von der Basis der Härchen. Diese Zellen sind spindelförmig, wobei der Längendurchmesser ungefähr doppelt so lang ist als der Breitendurchmesser. In der Mitte der Zelle liegt der recht große, ovale Kern. Auf einigen Präparaten habe ich die Neurofibrillen dieser Zellen an den Abgangsstellen der Fortsätze sowie in diesen wahrnehmen können.

Von jedem Pol der Zelle entspringt je ein Fortsatz: der periphere verläuft zu dem zum Härchen führenden Kanal im Chitin, in dessen Nähe der Fortsatz zunächst einige Windungen beschreibt (Fig. 1 und 5 Taf. IX) und darauf in ihn eintritt. Im Kanal erstreckt sich der periphere Fortsatz bis zur Basis des Haares und endigt hier ohne in den Hohlraum des Haares selber vorzudringen. Das Ende dieses Fortsatzes erscheint in der Aufsicht (wie er auf Fig. 5 Taf. IX abgebildet ist) in Form eines Knöpfchens. Tatsächlich liegt hier jedoch, wie es der optische Durchschnitt Fig. 1 Taf. IX zeigt, eine spindelförmige Verdickung vor.

Es kann mir die Einwendung gemacht werden, daß die Fortsetzung des peripheren Fortsatzes im Hohlraum des Haares ungefärbt geblieben ist, infolgedessen der Eindruck gewonnen wird, als endige er an der Basis dieses. Gegen eine derartige Möglichkeit spricht jedoch eine Reihe von Befunden. Zunächst habe ich keinmal gesehen, daß der periphere Fortsatz an der Basis des Haares direkt an der in den Hohlraum führenden Öffnung ende. Stets endigt er auswärts und etwas seitwärts der verdickten Basis des Haares, wie es aus den Fig. 1 und 5 Taf. IX ersichtlich ist. In andern Körperteilen der *Aeschna*-Larven (z. B. auf den Extremitäten vgl. unten) sind recht dicke Härchen mit breiter in den Hohlraum führenden Öffnung vorhanden. Auf diesen Härchen müßten die Nerven, wenigstens an der Eintrittsstelle gefärbt sein, da sie an noch weniger günstigen Stellen gefärbt sind. Würde ferner hier eine unvollkommene Färbung vorliegen, so würde keine derartige Gesetzmäßigkeit der Endigung des peripheren Fortsatzes gerade an dem basalen Bulbus des Haares vorliegen können, denn an diese Stelle kann der Farbstoff nur ebenso schwer vordringen, wie in den Hohlraum des Haares selber.

Ich schließe mich daher der Ansicht von DUBOSCQ (11) an, welcher die von VOM RATH (39, 40) beschriebenen Befunde des Eindringens der Nerven in den Hohlraum des Haares dadurch erklärt, daß bei dem Golgiverfahren der Hohlraum selber des Haares imprägniert wird. Da jedoch VOM RATH nur dünne Haare vor sich gehabt hatte, deren Hohlraum annähernd der Dicke eines Nerven gleichkommt, so verfiel er in den erwähnten Irrtum.

Der centrale Fortsatz der sensiblen Zelle hat anfangs desgleichen keine Varikositäten, vor dem Eintritt in das Nervenstämmchen erscheinen dieselben jedoch an ihm.

Die centralen Fortsätze sämtlicher in der Antenne gelegenen receptorischen Zellen sammeln sich in mehrere (zwei bis vier) Nervenstämmchen, die sich in derselben in der Längsrichtung erstrecken, wobei sie sich miteinander vereinigen, infolgedessen ihre Zahl gegen die Basis hin der Antenne allmählich abnimmt.

Die »Gruben ohne Kegel« (vgl. oben) haben den gleichen aus einer receptorischen Zelle bestehenden Nervenapparat, wie die Härchen. Eine ausführlichere Beschreibung desselben werde ich bei der Besprechung der entsprechenden Organe der Extremitäten geben, wo die »Gruben ohne Kegel« in großer Zahl angetroffen werden, und wo ich dieselben infolgedessen besser studiert habe.

Der an der Spitze des letzten Gliedes gelegene Nervenapparat weist einen etwas abweichenden Bau auf. Der Endapparat (Fig. 2 *k* Taf. IX) dieses Gliedes wird von mehreren (zwei bis drei) Zellen (Fig, 2

Taf. IX *Kz*) innerviert. Diese Zellen sind desgleichen bipolar; ihr Körper ist jedoch stark in die Länge ausgezogen. Die peripheren nicht varikösen und unverzweigten Fortsätze derselben erstrecken sich bis zur dünnsten Stelle der Chitindecke am Ende des letzten Gliedes und endigen hier. Die Enden dieser Fortsätze sind stets von einer körnigen Masse umgeben, welche sich mit Methylenblau tingiert. Die varikösen centralen Fortsätze der Zellen geben zusammen mit den gleichen Fortsätzen der Kegelzellen (siehe unten) den Nervenstämmchen der Antennen den Ursprung.

Die Kegel des letzten Gliedes (Taf. IX Fig. 2 *k*) werden desgleichen von bipolaren, receptorischen Zellen etwas abgeänderter Form innerviert. Ihr Längsdurchmesser ist nur um das Anderthalbfache länger als der Querdurchmesser, infolgedessen sie mehr rund erscheinen als die Zellen der Härchen (Taf. IX Fig. 2, *kz*). Die peripheren nicht varikösen Fortsätze derselben dringen in die Kegel ein und endigen in ihnen, während die centralen, varikösen Fortsätze in ein Nervenstämmchen eintreten.

Auf der Fig. 2 Taf. IX ist deutlich das Verhalten der den Endapparat der Antennen innervierenden Zellen sichtbar, während die Kegelzellen (*kz*) nicht vollkommen gefärbt sind, infolgedessen ihr Verhalten zu den Kegeln nicht wahrnehmbar ist.

Das Antennenende stellt leider die schwierigste Stelle für eine Nervenfärbung dar; ich besitze kein Präparat, in welchem beiderlei Zellen gleich deutlich sichtbar sind, infolgedessen die eine Art genügen muß.

Auf dem zweiten Gliede der Antenne fand ich bei den *Aeschna*-Larven ein Jonstonsches Organ; dasselbe besitzt keinerlei äußere Chitingebilde und wird nur durch die Färbung seines Nervenapparates offenbart. Das zweite Antennenglied, in welchem dieses Organ liegt, ist stark erweitert und bedeutend kürzer als die folgenden. In diesem Gliede verlaufen bereits nur noch zwei recht dicke Stämme des Antennennerven (*N*. Taf. IX Fig. 4). In seinem distalen Teil ist in ringförmiger Anordnung eine große Zahl gewöhnlicher bipolarer Zellen (*rz*) gelegen, welche sich sowohl ihrer Größe als auch ihrer Form nach durch nichts von den Zellen unterscheiden, welche die Härchen innervieren. Die peripheren, unverzweigten und nicht varikösen Fortsätze derselben verlaufen zum vordern Ende des Gliedes und endigen augenscheinlich auf der Gelenkhaut zwischen dem zweiten und dritten Gliede. Die Endigungsweise dieser Fortsätze ist mir zu bestimmen nicht gelungen, da die hier recht dicke Chitindecke gefärbt und außerdem an der Oberfläche gebogen ist, wodurch die Beobachtung stark gehindert wird. Jedenfalls habe ich an dem distalen Rande des zweiten Gliedes weder besondere Kanäle, noch Härchen, noch irgendwelche andre Chitingebilde gefunden.

Die centralen Fortsätze der Zellen des Jonstonschen Organs verlaufen zum hintersten Abschnitt des zweiten Gliedes, sammeln sich hierbei zu Bündeln und gehen hier in die Stämme der Antennennerven über (Fig. 4 Taf. IX).

Außer den gewöhnlichen bipolaren receptorischen Zellen sind in dem Jonstonschen Organ auch Zellen eines andern Typus vorhanden. Ihrer Gestalt nach gleichen diese Zellen den ersten (Taf. IX Fig. 4 *z* II); ihr peripherer Fortsatz verzweigt sich jedoch baumförmig in variköse Ästchen (*z* II), welche sich zwischen den peripheren Fortsätzen der receptorischen Zellen anordnen. Ihre centralen Fortsätze verlaufen mit den entsprechenden Fortsätzen der letzteren. Derartige Zellen werden, wie weiter unten gezeigt werden soll, auch an andern Körperstellen der *Aeschna*-Larven angetroffen; das charakteristische Kennzeichen derselben ist die variköse baumförmige Verzweigung des peripheren Fortsatzes. Diese Zellen schlage ich vor als Zellen des II. Typus zu bezeichnen. Diese zwei Zellarten stellen nun den Nervenapparat des Jonstonschen Organs dar.

Dieses Organ ist zunächst von JONSTON (20) bei Mücken gefunden und als Gehörorgan beschrieben worden. Von morphologischer Seite wurde dasselbe von HURST (19) und hauptsächlich von CH. MANING CHILD (7) untersucht. Das Jonstonsche Organ ist besonders gut bei den Mückenmännchen entwickelt, bei denen es augenscheinlich, wie MAYER (29) gezeigt hat, dazu dient, die von den Weibchen hervorgebrachten Töne aufzunehmen. Als Aufnahmeapparat der Schallwellen dienen lange Härchen der buschigen Fühler der Männchen, welche tatsächlich in besonders heftige Vibration bei einem Ton von 512 Schwingungen in der Sekunde, welcher dem vom Weibchen hervorgebrachten Laut entspricht, geraten. Bei den Mückenweibchen und vielen andern Insekten (CHILD) ist dieses Organ viel schwächer entwickelt, infolgedessen seine Gehörfunktion mehr als zweifelhaft erscheint. Ungeachtet dessen veranlaßt die weite Verbreitung dieses Sinnesorgans in der ganzen Ordnung der Insekten seine wichtige Bedeutung anzunehmen, welche künftigen Physiologen klarzustellen vorbehalten bleibt.

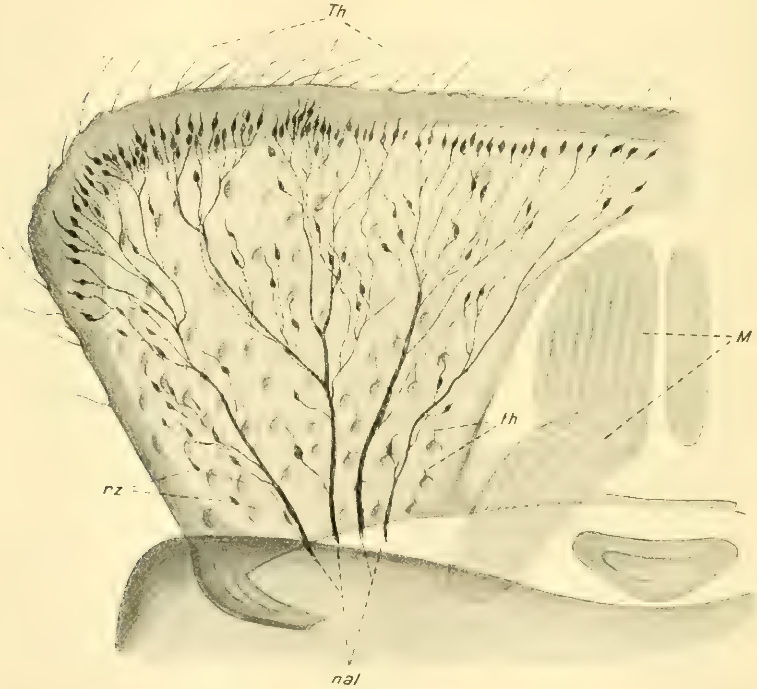
Mit dem Mitgeteilten sind alle auf den Antennen gelegenen Sinnesorgane besprochen.

In dem ersten Glied verschmelzen die wenigen (zwei bis drei) Grundnervenstämmchen, in welche sich die centralen Fortsätze sämtlicher sensiblen Nervenzellen sammeln zu einem Stamme, dem sich noch die motorischen, die Muskeln des ersten Gliedes, innervierenden Fasern hinzugesellen; auf diese Weise entsteht der Antennennerv gemischten Charakters, der in das obere Schlundganglion verläuft.

2. Labrum.

(Textfig. 1 und 2 und Tafel IX, Fig. 6, 7, 8.)

Die Oberlippe der *Aeschna*-Larve ist trapezförmig, wobei die kurze Seite kopfwärts gerichtet ist, während die lange Seite sowie die seitlichen die freie Kante der Lippe bilden. Auf der Oberfläche des Labrums liegen Sinneshaare, welche ihrer Form nach den Härchen auf den zwei ersten Antennengliedern gleichen (Textfig. 1 *th*). Die Chitindecke bildet hier desgleichen um jedes Haar einen Vorsprung, welcher seine Basis verdeckt. Die Härchen selber sind kurz, etwas lanzettförmig. Zu jedem Härchen verläuft durch die Dicke des Chitins ein Kanal.



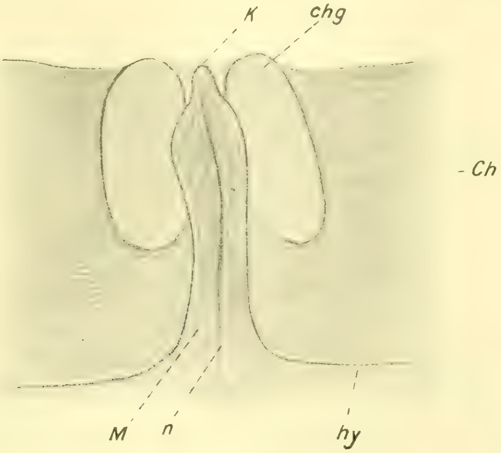
Textfig. 1.[1]

Labrum einer *Aeschna*-Larve von oben. Methylenblaufärbung. Fixiert in molybdänsaurem Ammonium. Vergr. 85/1. *M*, Muskeln der Lippe; *nal*, Ästchen des Labrumnerven; *rz*, receptorische Zellen; *th*, Tasthaare; *Th*, desgleichen.

---

[1] Die Textfig. 1–7 sind bei der Reproduktion etwas verkleinert worden.

An dem freien Rande der Lippe und auf deren Unterseite in der Nähe desselben sind Tasthaare von andrer Form angeordnet (Textfig. 1, *Th* und Taf. IX Fig. 8, *Th*). Dieselben sind länger und dicker als die andern, dornenförmig, wobei ihre Basis von einem breiten Wall gefärbten Chitins umgeben ist. Die Härchen selber sind desgleichen mehr oder weniger intensiv braun gefärbt; an ihre Basis tritt ein Kanal heran. — Auf der Unterfläche der Lippe in der Mitte ihres vorderen Randes, ferner in zwei nach hinten ziehenden Reihen, sind die sog. Geschmacksorgane angeordnet, wobei dieselben das Gebiet der Lippenmuskeln umgeben (Textfig. 1 *M*) und sich weiterhin auf den Epipharynx erstrecken (Taf. IX Fig. 8, *go*). Diese Organe sind bei den *Aeschna*-Larven gut entwickelt. Bei der Betrachtung des Labrums von der Unterseite treten sie scharf auf dem vollkommen farblosen Chitin in Form von gelben Flecken, in deren Mitte gleichsam eine Öffnung vorhanden ist, hervor (Taf. IX Fig. 8). Bisweilen verschmelzen die Geschmacksorgane zu zwei und drei miteinander, infolgedessen Bilder wie auf Figg. 7 und 8 Taf. IX (go^2 und go^3) entstehen. Derartige verschmolzene Geschmacksorgane ordnen sich stets näher zum Rande der Lippe in der Nähe deren Mittellinie an. Infolge der fast vollkommenen Farblosigkeit des umgebenden Chitins erscheinen die Geschmacksorgane als Erhöhungen, was jedoch der Tatsache nicht entspricht.



Textfig. 2.

Ein Geschmacksorgan der Unterfläche des Labrums. Durchschnitt. Fixiert nach CARNOY, gefärbt in Hämatoxylin und Eosin. *Ch*, Chitin; *chg*, gelbgefärbte Chitinscheibe; *k*, Kegel; *hy*, Hypoderma; *M*, Matrix des Kanals; *n*, Nerv. Vergr. 1000/1.

Textfig. 2 stellt einen senkrechten Durchschnitt durch die untere

Decke der Lippe an der Stelle eines derartigen Geschmacksorgans dar. In dem vollkommen farblosen und mit Eosin gut tingierten Chitin ist, wie aus der Figur ersichtlich, eine Scheibe vorhanden, die aus Chitin besteht, welches sich mit Anilinfarbstoffen nicht färbt und gelb erscheint (*chg*); diese Scheibe umgibt die obere Hälfte des Kanals, welcher durch die ganze Dicke der Chitindecke sich erstreckt. Dieser Kanal erweitert sich etwas im Gebiet der Scheibe und endigt mit einem dünnwandigen Chitinkegel (*k*), welcher in einer von den Rändern der Scheibe gebildeten Vertiefung sitzt.

Der Nervenapparat sämtlicher Sinnesorgane der oberen Lippe setzt sich aus gewöhnlichen, bipolaren Zellen zusammen.

Alle Härchen beiderlei Art (vgl. oben) besitzen je eine sie innervierende derartige Zelle (Textfig. 1 sowie Fig. 8 Taf. IX *Th*). Die peripheren, nicht varikösen und unverzweigten Fortsätze dieser Zellen treten in Kanäle ein, die zu den entsprechenden Härchen führen und endigen an der Basis der letzteren.

Die centralen, varikösen Fortsätze der receptorischen Zellen sammeln sich in Stämmchen, die stetig an Dicke zunehmen und treten in Gestalt von mehreren derartigen Stämmchen (*nal.* Textfig. 1) beiderseits aus dem Labrum in den Kopf ein. Hier verschmelzen sie mit einander, gleichzeitig gesellen sich zu ihnen die Nervenstämmchen von der unteren Fläche der Lippe und des Epipharynx, sowie die motorischen Nerven der Lippenmuskeln. Auf diese Weise entsteht jederseits ein gemischter Labralnerv, welcher in das obere Schlundganglion eintritt.

Der Nervenapparat der Sinnesorgane auf der Unterfläche des Labrums ist bereits viel komplizierter. Hier entspricht jedem Geschmacksorgan, und im Falle einer Verschmelzung mehrerer derselben jedem Grübchen mit einem Kegel (vgl. oben) eine Gruppe (von zwei bis fünf) Zellen (Figg. 6, 7 und 8 Taf. IX). Diese Zellen sind relativ sehr klein (fast um das Zweifache kleiner als die Zellen der Tasthärchen), ihr Körper hat eine runde oder birnförmige Gestalt. Von einer jeden derartigen Zelle entspringen zwei Fortsätze, wobei ihre Abgangsstellen häufig stark genähert sind (gut sichtbar an Zelle *a* Taf. IX Fig. 7), so daß die Zellen unipolar zu sein scheinen.

Die peripheren, nicht varikösen Fortsätze jeder Zellgruppe sammeln sich zu einem Bündel, in welchem jedoch stets die einzelnen Fasern unterscheidbar sind. Ein derartiges Bündel tritt in den entsprechenden Kanal ein (Textfig. 2 *n*), der zum Geschmackskegel führt, verläuft in demselben bis zu dessen Gipfel und endigt daselbst. Bei einer Einstellung des Objektivs auf die Oberfläche treten in jedem Kegel äußerst deutlich die Enden der peripheren Fortsätze hervor; dieselben bilden einen Komplex von grellblauen Punkten, deren Zahl stets der Zahl der Zellen entspricht und nie mehr beträgt (vgl. Taf. IX Fig. 6, 7 und 8).

Viel schwieriger ist es die centralen Fortsätze zu verfolgen. Augenscheinlich sind dieselben nicht immer alle tingiert oder sie vereinigen sich bereits im Bereiche der Zellgruppe zu einem sehr kompakten und feinen Bündel, in welchem die einzelnen Fasern nicht mehr zu erkennen sind. Es muß hierbei noch im Auge behalten werden, daß diese Verhältnisse durch eine recht dicke Chitinschicht hindurch betrachtet werden, so daß nicht immer absolut klare und deutliche Bilder gesehen werden. Jedenfalls können unter günstigen Umständen die centralen Fortsätze sämtlicher Zellen einer Gruppe unterschieden werden (Taf. IX Fig. 7, *yb*). Die Bündel der centralen Fortsätze sammeln sich in Nervenstämmchen. — Ist das Geschmacksorgan nicht einfach, sondern doppelt oder dreifach, so kommt es häufig vor, daß die Bündel der centralen Fortsätze der einzelnen Zellgruppen, die ihn innervieren, zu verschiedenen Nervenstämmchen verlaufen.

An den peripheren Fortsätzen werden bisweilen baumförmige variköse Verzweigungen von Nervenfasern (Taf. IX Fig. 6, *de*) angetroffen. Diese Verzweigungen gleichen durchaus denjenigen der peripheren Fortsätze der Zellen des II. Typus im Jonstonschen Organ (vgl. Antennen). Leider habe ich hier diese Fortsätze bis zu Zellen nicht verfolgen können.

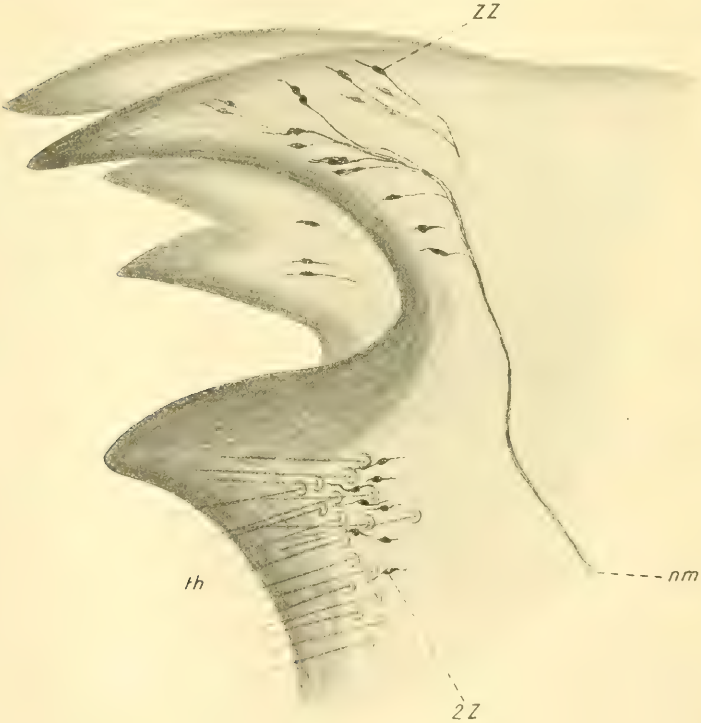
In den Nervenstämmchen der unteren Labrumfläche werden anderseits häufig bipolare Zellen angetroffen (Taf. IX Fig. 8 z^1). Dieser Umstand legt die Vermutung nahe, daß diese Zellen solche des II. Typus sind, die von der Peripherie abgerückt sind; in diesem Falle stellen die Fasern, welche die baumförmigen Verzweigungen um die peripheren Fortsätze der Zellen der Geschmacksorgane bilden, periphere Verzweigungen von Zellen des II. Typus dar. Möglich ist es jedoch auch, daß diese baumförmigen Verzweigungen Endigungen secretorischer Nerven vorstellen.

Sämtliche von den centralen Fortsätzen der Zellen der unteren Labrumfläche gebildeten Nervenstämmchen vereinigen sich und treten, wie bereits oben erwähnt, in den labralen Nerven ein.

3. Mandibulae.

(Textfig. 3.)

Die Mandibeln der *Aeschna*-Larven sind starke Gebilde. Auf ihrer Kaufläche sind einige hohle Zähne angeordnet, deren Wandungen aus sehr dickem, dunkelgefärbtem Chitin, welches von zahlreichen feinsten Kanälen durchzogen ist, bestehen. An dem am meisten nach Innen zu gelegenen Zahn liegt eine Gruppe von sehr dünnen und zarten, denjenigen auf den Antennen gleichenden Härchen (Textfig. 3 *th*).



Textfig. 3.

Linke Mandibula einer *Aeschna*-Larve. Gefärbt in Methylenblau, fixiert in molybdänsaurem Ammonium. Vergr. 80/1. *Zz*, Nervenzellen der Zähne; *th*, Tasthaare; *2z*, receptorische Zellen; *nmd*, Ästchen des Nervus mandibularis.

Außer den Härchen sind auf derselben Oberfläche der Mandibel, wenn auch nicht immer, noch »Gruben ohne Kegel«, der Art, wie auf den Antennen (vgl. oben) vorhanden.

Infolge ihrer Massivität stellen die Mandibeln für das Studium des Nervensystems ein sehr schwieriges Objekt dar. Zunächst färben sich die Nerven in den Mandibeln sehr schwer, ferner erschwert das dicke, gefärbte Chitin in hohem Maße die Untersuchung. Infolgedessen habe ich leider das Nervensystem der Mandibeln sehr mangelhaft erforschen können; auf der Textfig. 3 ist fast alles wiedergegeben, was ich in diesem Organ habe sehen können.

An der Basis eines jeden Zahnes liegen stets mehrere bipolare Nervenzellen, die häufig in Gruppen angeordnet sind (Textfig. 3 *Zz*). Die peripheren Fortsätze dieser Zellen verlaufen in den Zahn; in diesem sind dieselben fast nie tingiert, so daß ich ihre Endigungsstelle nicht habe bestimmen können. Wahrscheinlich stehen sie in irgendwelcher Beziehung zu den äußerst feinen Kanälen, welche das Chitin des Zahnes durchziehen. Ihrer Funktion nach sind es möglicherweise Geschmackszellen (Kanäle) oder auch Tastzellen. Die centralen Fortsätze der Zellen der Zähne sammeln sich zu einem Nervenstämmchen und treten aus der Mandibel in die Kopfhöhle über. Hier gesellen sich zu ihnen die centralen Fortsätze der Zellen (*2z*), welche die Härchen und Gruben innervieren; hierdurch entsteht der mandibulare Nerv, welcher in das untere Schlundganglion eindringt. Ob sich zu diesem Nerven auch motorische Fasern hinzugesellen, habe ich nicht entscheiden können.

Bei dem Nervenapparat der Härchen sowie der »Gruben ohne Kegel« halte ich mich nicht weiter auf, da er genau den gleichen Bau aufweist, wie diejenigen in den Antennen; in den Mandibeln jedoch sind die receptorischen Zellen kleiner (Textfig. 3 *2z*).

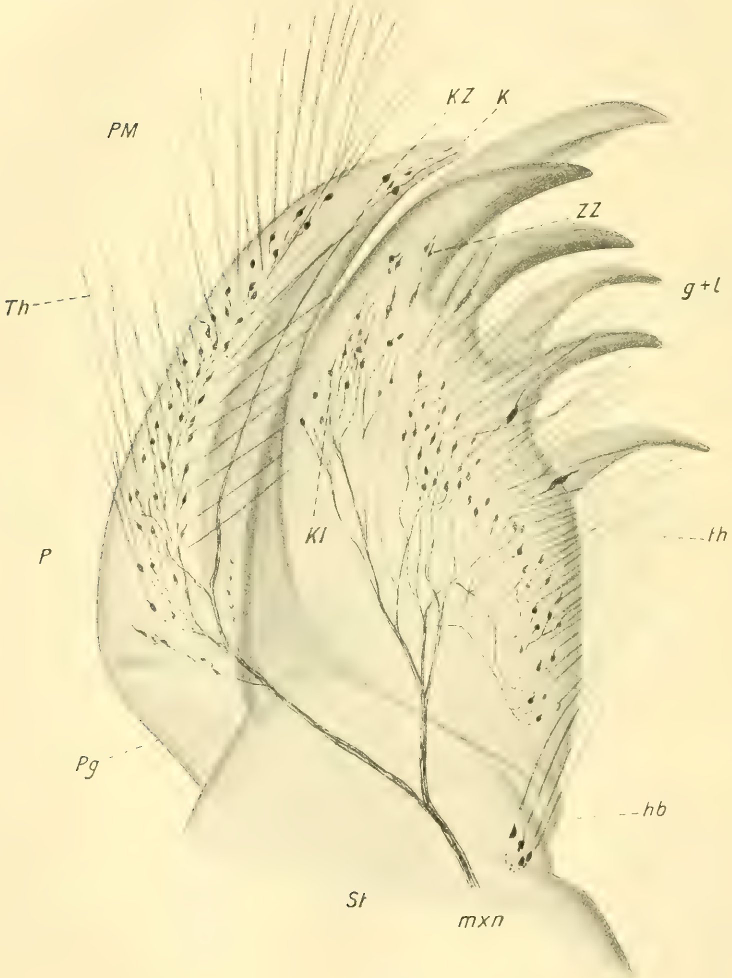
4. Maxillen.

(Textfig. 4 und Tafel X, Fig. 1 und 6.)

Die Maxillen der *Aeschna*-Larven bestehen aus einem langen, gut entwickelten Cardo, einem breiten und kurzen Stipes (Textfig. 4 *st*), an welches angegliedert sind: vor der Innenfläche die Kauplatte mit langen Zähnen, die aus der Verschmelzung der Galea mit der Lacinia ($g + l$) entstanden ist und von der Außenfläche der Palpiger (*pg*), welchem der reduzierte, eingliedrige Palpus maxillaris (*p*) aufsitzt. Sowohl auf dem Cardo als auch auf dem Stipes fehlen irgendwelche besondere Sinnesorgane. Es sind hier nur einige wenige Härchen von gewöhnlicher Fadenform vorhanden. Dieselben sind verschieden lang und weisen denselben Bau auf wie die langen Haare der Antennen (vgl. oben).

Auf dem vorderen Innenwinkel des Stipes ist eine Bürste gelegen, welche aus sieben bis zehn derartigen Härchen besteht (Textfig. 4, *hb*).

Die Kauplatte ist an ihrem Innenrande von oben und unten von zahlreichen langen, zarten, fadenförmigen Härchen bedeckt, deren Basen (wie auf den Antennen, vgl. oben) von Wällen umgeben sind (Textfig. 4, *th*).



Textfig. 4.

Linke Maxilla einer *Aeschnalarve.* Färbung mit Methylenblau; fixiert in molybdänsaurem Ammonium. Vergr. 80/1. *St*, Stipes; *pg*, Palpiger; *P*, Palpus; *gl*, Kauplatte; ***Th*** und ***th***, Tasthaare; *K*, Kegel; *Kz*, Kegelzellen; *Zz*, Zellen der Zähne; *ke*, Geschmacksorgane; *rmxn*, Ästchen des Nervus maxillaris.

Am äußeren Rande der oberen Fläche der Kauplatte nach hinten von ihrem ersten Zahn ist eine Gruppe einfacher, die Chitinhülle in schräger Richtung von hinten nach vorn durchsetzender Kanäle angeordnet (Textfig. 4, *kl*, Taf. X Fig. 6, *kl*). Von der Oberfläche erscheinen diese, in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßigen Kanäle als einfache Poren in der Chitindecke. Zum Unterschiede von den sog. »Gruben ohne Kegel« und »Membrankanälen« (vgl. oben) besitzen diese Kanäle auf der Chitinoberfläche weder Säume noch Wälle. Ob dieselben direkt mit der Außenwelt kommunizieren oder ob sie durch eine äußerst feine Chitinschicht verschlossen sind, läßt sich schwer feststellen; der letztere Fall scheint mir jedoch der wahrscheinlichere zu sein. Von den Autoren sind diese Kanäle augenscheinlich als Öffnungen der Ausführungsgänge von Hautdrüsen angesehen worden. Tatsächlich stellen sie jedoch, wie weiter unten gezeigt werden soll, desgleichen Sinnesorgane dar.

Der Palpiger hat weder Härchen, noch irgend welche andre Organe.

Der eingliedrige Palpus (Textfig. 4 *P*) weist auf seinem inneren dem äußeren Rande der Kauplatte zugewandten Rande eine rinnenförmige Vertiefung auf, in welche dieser dermaßen fest eingefügt ist, daß auf den ersten Blick Palpus und Kauplatte ein zusammenhängendes Gebilde darstellen.

Längs dem oberen Rande dieser Rinne ist eine Reihe sehr langer fadenförmiger Härchen angeordnet. Derartige lange, jedoch feinere Härchen bedecken reichlich auch den ganzen Palpus (Textfig. 4 *Th*). Am Ende desselben liegen auch dergleichen Organe und zwar annähernd in derselben Anzahl wie auf dem Gipfel des letzten Antennengliedes.

Am äußersten Ende des Palpus nimmt zunächst das Chitin beträchtlich an Dicke ab, infolgedessen seine Spitze gleichsam abgeschrägt erscheint (Taf. X Fig. 1 *kp*). In der nächsten Nähe dieses abgeschrägten Teiles sind einige sehr kleine Kegel vorhanden (Taf. X Fig. 1 *k*), deren Zahl gewöhnlich vier bis sechs und nicht mehr beträgt. Es liegt hier somit ein dem Ende der Antennen analoger Bau vor.

Für die Untersuchung der Nerven stellen die Maxillen ein sehr günstiges Objekt dar. Die sensiblen Elemente werden in ihnen dermaßen leicht gefärbt, daß Mißerfolge kaum jemals zu verzeichnen sind. Die Chitinhülle ist außerdem ausreichend dünn und durchsichtig, um der Untersuchung nicht hinderlich zu sein.

Wie in den vorher beschriebenen Organen, so setzt sich auch in den verschiedenen Maxillarsinnesorganen der Nervenapparat aus bipolaren receptorischen Zellen zusammen. Einem jeden Tasthärchen entspricht eine derartige Zelle (Textfig. 4), welche unter dem Hypoderma liegt (Textfig. 4).

Die peripheren (wie in den vorhergehenden Fällen nicht varikösen und unverzweigten) Fortsätze dieser Zellen sind stets ausgezeichnet gefärbt, infolgedessen ihr Verhalten zu den Härchen leicht festgestellt werden kann. Wie auf den Antennen, so ist es auch hier deutlich zu erkennen, daß diese Fortsätze in den Chitinkanälen zu den Basen der entsprechenden Härchen verlaufen und auf ihnen endigen.

Die centralen, in der Mehrzahl der Fälle varikösen Fortsätze sammeln sich zu Stämmchen, welche miteinander verschmelzen und sich zu Ästchen des Maxillarnerven gestalten; dieser dringt in das untere Schlundganglion ein; es ist ein gemischter Nerv, da er auch motorische Nerven der Maxillarmuskeln enthält.

Die Kanäle und Zähne der Kauplatte haben desgleichen ihren eigenen Nervenapparat.

Jedem Kanal (Taf. X Fig. 6 *kl* und Textfig. 4 *kl*) entspricht eine receptorische Zelle, welche mehr oder weniger entfernt von seinem Anfangsteil unterhalb des Hypoderms liegt. Diese Zellen unterscheiden sich durch ihre Größe und ihre Form von den Zellen der Härchen. Sie sind nämlich kleiner und mehr rund. Die Abgangsstellen der Fortsätze sind zuweilen einander genähert (Taf. X Fig. 6 Zelle *a*). Sowohl ihre Form als auch die Annäherung ihrer Fortsätze erinnert an die Verhältnisse, welche oben für die Zellen, die die Geschmacksorgane des Labrum innervieren, angegeben waren. Die peripheren Fortsätze dieser Zellen dringen je in einen Kanal ein und verlaufen in ihm bis zu seinem Ende. Bei einer Einstellung des Objektivs auf die Oberfläche der Decke ist in jeder dem Kanalende entsprechenden Öffnung das Ende des peripheren Fortsatzes als blauer Punkt sichtbar (Taf. X *pl*). Die centralen Fortsätze sammeln sich zu kleinen Stämmchen und schließlich zu einem gemeinsamen Stämmchen der Kauplatte.

An der Basis eines jeden Zahnes liegen eine oder mehrere Gruppen bipolarer Nervenzellen (Taf. X Fig. 6, *rz* und Textfig. 4, *rz*), deren centrale Fortsätze desgleichen in den gemeinsamen Nerv eintreten. Über die peripheren Fortsätze kann ich nichts Bestimmtes aussagen, da sie sich schlecht färben und außerdem das gefärbte Chitin der Zähne die Untersuchung hindert. Auf Grund einiger Präparate halte ich es für möglich, daß sie in den Zähnen mit baumförmigen Verzweigungen endigen, infolgedessen die Nervenzellen der Zähne (*Zz*) dem II. Typus der Zellen zugezählt werden müssen.

Das Ende des Palpus weist, worauf oben bereits hingewiesen wurde, eine verdünnte Chitindecke auf (Taf. II Fig. 1, *kp*). An diese Stelle treten die peripheren Fortsätze mehrerer (zwei bis drei) Zellen, die am Ende des Palpus liegen, heran (Taf. X Fig. 1 *kpz*). Die Enden dieser nicht varikösen Fortsätze sind stets von einer körnigen Masse umgeben (Taf. X Fig. 1), die sich mit Methylenblau färbt (vgl. die analoge Stelle bei den Antennen).

Die neben diesem Endapparate gelegenen Kegel (Taf. X Fig. 1, *k*) werden desgleichen von bipolaren Zellen innerviert (*kz*). In jeden Kegel tritt der periphere Fortsatz je einer Zelle ein, welcher bis zum Gipfel des Kegels sich erstreckt (Taf. X Fig. 1, *k*) und daselbst endigt. Infolge der vollkommenen Durchsichtigkeit des Chitins treten diese Verhältnisse hier besonders deutlich hervor.

Die centralen Fortsätze sämtlicher Endzellen des Palpus geben dem Palpusast des Maxillarnerven den Ursprung.

5. Hypopharynx.

Der bei den *Aeschna*-Larven stark entwickelte Hypopharynx ist von einer großen Zahl ungemein langer, gelb gefärbter Härchen besetzt. Sie alle sind Tasthärchen, da an der Basis eines jeden ein peripherer Fortsatz einer receptorischen Zelle des gewöhnlichen Typus endigt. Den Verlauf der centralen Fortsätze konnte ich infolge des schwierigen Objektes nicht feststellen. Möglicherweise treten sie in den Maxillarnerv ein und ziehen folglich zum unteren Schlundganglion.

6. **Labium** (Maske).

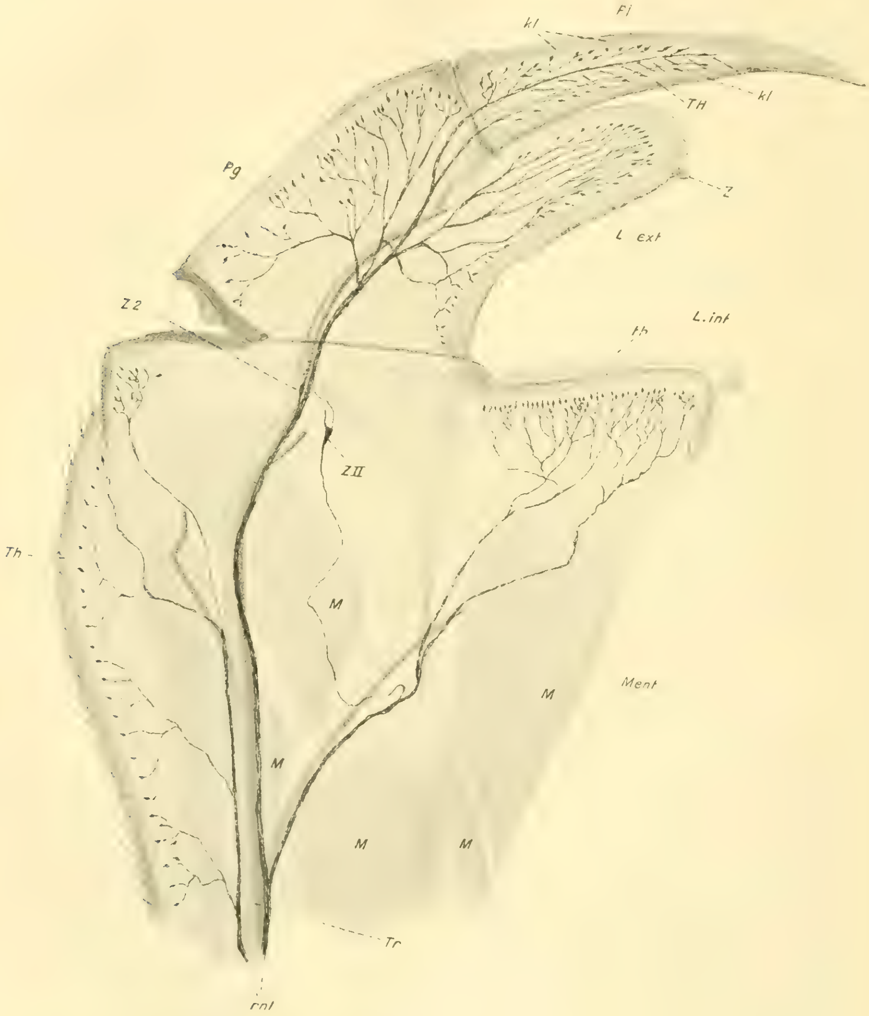
(Textfig. 5 und Tafel X, Fig. 2, 3, 4, 5, 7, 8. 9, 10).

Die Maske der *Aeschna*-Larven hat folgenden Bau. Dem relativ engen und langen Submentum (auf Textfig. 5 fehlt es) ist das nach vorn verbreiterte Mentum (Textfig. 5 *Ment.*) angegliedert. An der Gelenkstelle liegt ein Kissen, bei dessen Füllung mit Gewebsflüssigkeit die Maske nach vorn vorgeworfen wird. Seitwärts am vorderen Rande sind an das Mentum die miteinander verschmolzenen Lobus externus und der Palpiger angegliedert (*L. ext.* und *Pg* Textfig. 5). Der Lobus internus ist mit dem Mentum verschmolzen (*L. int.*). An der dem Palpiger entsprechenden Stelle des vereinigten Lobus externus und Palpiger gliedert sich der eingliedrige, zu einem Zahn umgewandelte Palpus an.

Hinsichtlich der Sinnesorgane bietet das Submentum kein Interesse dar. Es ist mehr oder weniger gleichmäßig mit seltenen, kurzen Haaren bedeckt und besitzt keine anderweitigen Organe.

Das Mentum weist in dieser Hinsicht mehr Mannigfaltigkeit auf.

Längs den Seitenrändern desselben ist eine Reihe langer, fadenförmiger Härchen (Textfig. 5, *Th*) angeordnet, welche in den Winkeln der neben ihnen liegenden langen und scharfen Dornen sitzen (Taf. X Fig. 5, *D*). Sowohl zu den Härchen als auch zu den Dornen verlaufen durch das Chitin hindurch Kanäle.



Textfig. 5.

Linke Hälfte des vorderen Teils der Maske einer *Aeschna*-Larve. Gefärbt mit Methylenblau, fixiert in molybdänsaurem Ammon. Vergr. 39/1. Die Nerven sind auf der Figur etwas dicker wiedergegeben, als sie tatsächlich sich bei dieser Vergrößerung darstellen. *Ment*, Mentum; *L.ext*, Lobus extern.; *Pg*, Palpiger; *L.int*, Lobus internus; *Pl*, Palpus; *TH*, *Th*, *th*, Tasthärchen; *kl*, einfache Kanäle; *z*, Zähne des Lobus ext.; *z2* und *zII*, Zellen des II. Typus; *M*, Muskeln; *rnl*, Äste des labialen Nerven; *Tr*, Trachea.

Die gesamte obere und untere Mentumfläche ist von seltenen, kurzen Härchen besetzt, welche ihrer Form nach denjenigen im Submentum vollkommen entsprechen.

Der vordere Rand des Mentum ist im Bereich des mit diesem verschmolzenen Lobus internus von einer Reihe langer Härchen besetzt, welche fast ohne Zwischenräume angeordnet sind (Textfig. 5, *th* und Taf. X Fig. 10); an ihre Basis im Chitin treten Kanäle heran (*hk*).

Die an das Mentum angegliederten vereinigten Lobus externus und Palpiger sind im Bereiche des letzteren mit seltenen, kurzen und sehr zarten Fäden versehen, die auf den dem Lobus externus entsprechenden Teil nicht übergehen.

Der innere und obere Rand dieses Teiles sind uneben und bestehen aus Schneideplatten, die durch kleine Einschnitte geschieden sind (Taf. X Fig. 9, *schp* und Textfig. 5, *L. ext.*).

Der scharfe innere Rand des Lobus externus endet mit einem kleinen Zahn (Textfig. 5). Längs diesem Rande sind gegenüber den Einschnitten, welche die einzelnen Schneideflächen trennen, sowie gegenüber diesen letzteren kaum wahrnehmbare kegelförmige Härchen angeordnet (Taf. X Fig. 9, *kh*). Ihrem Bau nach sind es Härchen und nicht Kegel, wofür sie bei flüchtiger Betrachtung angesehen werden können. Zu diesen Härchen sowie zur Mitte der Schneideflächen verlaufen Kanäle (Taf. X Fig. 9, *khc* und *plk*).

Der Palpus der Maske ist, worauf bereits oben hingewiesen wurde, in einen Greifzahn umgewandelt, mit welchem die Larve zunächst ihre Beute erfaßt. Derselbe ist fast vollkommen rund, oben und unten sitzt ihm je eine Reihe langer Härchen auf (Textfig. 5, *TH*), welche jedoch das Ende des Zahnes nicht erreichen. Auf der Zahnoberfläche sind außerdem ebenso wie auf der Oberfläche der Kauplatte der Maxillen recht zahlreiche einfache Kanäle angeordnet (Textfig. 5, *kl* und Taf. X Fig. 8, *pk*).

Die sensiblen Nervenelemente der Maske werde ich zwecks einer bequemeren Beschreibung in umgekehrter Reihenfolge angefangen vom Palpus besprechen.

Die langen Härchen des Palpus besitzen den gewöhnlichen Nervenapparat, bestehend aus bipolaren, verhältnismäßig kleinen, receptorischen Zellen, deren periphere Fortsätze an den Basen der Härchen endigen.

Die die Palpuswandungen durchziehenden einfachen Kanäle enthalten die bis zum Ende derselben verlaufenden peripheren Fortsätze kleiner, desgleichen bipolarer Zellen, welche unterhalb des Hypoderma liegen (Taf. X Fig. 8, *rz*). Hier liegt die Möglichkeit vor, diese Kanäle im optischen Durchschnitt zu beobachten, infolgedessen die hier wahrnehmbaren Bilder die Beobachtungen an den entsprechenden Organen der Maxillen, wie sie oben besprochen worden sind, ergänzen. Ungeachtet dessen ist es auch hier nicht möglich eine bestimmte Aussage zu machen, ob hier offene oder geschlossene Kanäle vorliegen.

Die centralen Fortsätze sämtlicher Nervenzellen des Palpus sammeln sich schließlich in mehrere (zwei bis drei) Nervenstämmchen (vgl. Textfig. 5) und treten als solche in den verschmolzenen Palpiger und Lobus externus ein. Dieser Abschnitt enthält, wie bereits oben erwähnt, nur Härchen der gewöhnlichen Form, ausgenommen den Innenrand des Lobus externus. Alle diese werden von gewöhnlichen bipolaren Zellen innerviert, deren centrale Fortsätze, wie aus der Textfig. 5 ersichtlich ist, sich zu Nervenstämmchen sammeln; an diese schließen sich die aus dem Palpus austretenden Nerven an. Schließlich entstehen zunächst zwei Nervenstämme, die darauf bei ihrem Eintritt ins Mentum zu einem sich vereinigen.

Die längs dem Vorder- und Innenrande des Lobus externus angeordneten kegelförmigen Härchen bilden keine Ausnahme von der allgemeinen Regel in bezug auf ihren Nervenapparat, welcher auch hier aus einer bipolaren Zelle besteht (Taf. X Fig. 9 *rz*), deren peripherer Fortsatz, ungeachtet der Form und der unbedeutenden Länge des Härchens, dennoch an dessen Basis endigt.

Der aus den vereinigten Palpiger und Lobus externus austretende Nerv geht beim Übergange in das Mentum, nach Aufnahme der Nerven dieses letzteren und weiterhin auch aus dem Submentum in den gemischten labialen Nerv über, welcher in das untere Schlundganglion eintritt.

In dem dem Lobus internus entsprechenden Teil des Mentum (Textfig. 5, *L. int.*) sind zahlreiche Härchen angeordnet. Jedem Härchen entspricht je eine receptorische Zelle, deren peripherer Fortsatz, ebenso wie in den andern Abschnitten, an dessen Basis endigt (Taf. X Fig. 10, *rz*). Auf der beigegebenen Figur sind diese Beziehungen nicht sichtbar, da bei der Auswahl der Figuren ich es vorzog eine solche wiederzugeben, auf welcher die Tinktion der Nervenelemente eine vollkommene ist, infolgedessen auf ihr zweifellos deutlich hervortritt, daß jedem Härchen eine Nervenzelle entspricht. Irgend welche kombinierte oder schematische Zeichnungen wollte ich jedoch nicht geben.

Von den centralen Fortsätzen dieser Zellen wird ein besonderes

Nervenstämmchen gebildet (vgl. Textfig. 5), welches in den aus den vereinigten Palpiger und Lobus externus austretenden Nerv übergeht.

Bei dem Nervenapparat der auf dem Mentum verstreuten Härchen will ich mich nicht weiter aufhalten, da sie vollkommen analog sind denjenigen, welche den vereinigten Palpiger und Lobus externus bedecken.

Eine besondere Aufmerksamkeit beanspruchen jedoch die von Dornen begleiteten Härchen (Textfig. 5, *Th*, Taf. X Fig. 5), welche an den Seitenrändern des Mentums angeordnet sind. Der Nervenapparat dieser Härchen ist nach dem gewöhnlichen Typus konstruiert und besteht aus einer receptorischen Zelle (Taf. X Fig. 5, *rz*). Der Dorn wird nicht innerviert, durch den Kanal, welcher ihn durchzieht, tritt jedoch der Ausführungsgang einer einzelligen Drüse (Taf. X Fig. 5, *dz*). Derartige Bilder haben augenscheinlich Duboscq die Veranlassung gegeben, den Eintritt des peripheren Fortsatzes einer bipolaren Zelle in eine Drüsenzelle und seine Endigung am Kerne derselben zu beschreiben (vgl. Literaturübersicht). Die Drüsenzellen und die sensiblen Zellen liegen häufig einander auf, wie es die Fig. 5 Taf. X zeigt, so daß bei einer wenig differenzierten Färbung derselben ein derartiger Fehler vollkommen möglich ist. Außer den angeführten Elementen sind im Mentum noch sehr interessante Zellen vorhanden, welche ihrem morphologischen Charakter nach dem II. Typus zugerechnet werden müssen. Das Mentum enthält zwei derartige Zellen. Sie färben sich dermaßen leicht, ihre Topographie ist dermaßen bestimmt, daß trotz der Inkonstanz der Färbemethode mit Methylenblau, ich die Zahl dieser Zellen durchaus bestimmt angeben kann. Diese Zellen sind stets unterhalb der oberen Fläche des Mentums, gegenüber der Stelle, wo sich an letzteres der vereinigte Palpiger und Lobus externus angliedern, jederseits zu je einer angeordnet. Ihre Lagerungsstelle ist deutlich auf der Textfig. 5 sichtbar, wo mit *z II* eine derartige Zelle verzeichnet ist. Drei derartige Zellen sind auf den Figg. 2, 4 und 7 der Taf. X abgebildet. Aus diesen Figuren geht hervor, daß diese Zellen bedeutend größer sind als die gewöhnlichen receptorischen Zellen; diesen Größenunterschied illustrieren die Figg. 2 und 10, welche bei annähernd derselben Vergrößerung abgezeichnet worden sind. Die Form dieser Zellen ist nicht konstant; dieselben sind bald mutipolar (Taf. X Fig. 4), bald tripolar (Textfig. 5 *z II*), bald bipolar (Taf. X Fig. 2 und 7). Es muß jedoch dem hinzugefügt werden, daß beide Zellen einer Maske eine fast gleiche Form und Größe aufweisen.

Aus der Zusammenstellung einer großen Anzahl derartiger Zellen, die eine vollkommene Serie von Übergängen von multipolaren zu bipolaren Formen darstellen, die ich jedoch leider aus Raummangel hier nicht habe wiedergeben können, kann geschlossen werden, daß die primäre Form die multipolaren Zellen darstellen, aus denen dann die bipolaren Zellen hervorgegangen sind. Wie viele Fortsätze die Zelle auch aufweist, ein Fortsatz verläuft stets zum Centrum und tritt in den Nerv ein, welcher von den den Lobus internus innervierenden Zellen abgeht (vgl. Textfig. 5), die übrigen Fortsätze verlaufen zum vorderen Rande des Mentums, verzweigen sich reichlich und bilden variköse, baumförmige Endigungen (Taf. X Fig. 2 *Ev*), welche augenscheinlich im Hypoderma der Gelenkmembran zwischen Mentum und den vereinigten Palpiger und Lobus externus liegen. Der Charakter dieser Endigungen ist aus den Fig. 2, 4 und 7 Taf. X ersichtlich. Es erübrigt noch eine interessante Eigenheit dieser Zellen hervorzuheben: von dem centralen Fortsatze derselben entspringt in einer geringen Entfernung von der Zelle eine Kollaterale (Taf. X Fig. 2 *col*), welche zunächst eine große Schlinge beschreibt und darauf zur Stelle der Endverzweigungen der peripheren Fortsätze verläuft. Hier bildet sie gleiche baumförmige Verzweigungen, die sich zu der gemeinsamen Endigung hinzugesellen. Auf einigen etwas überfärbten Präparaten färbt sich um die Zellen sowie um den centralen und den Anfangsteil des peripheren Fortsatzes eine Hülle (Taf. X Fig. 7 *n*). Ob dieselbe ein Analogon des Neurilemms der Wirbeltiere darstellt, kann ich nicht angeben, da es mir nicht gelungen ist dieselbe vermittels eines andern Verfahrens als nur der Methylenblaufärbung zu untersuchen.

Außer den hier beschriebenen Zellen des II. Typus sind im Mentum fast stets noch andre Zellen vorhanden, welche gleichfalls dem II. Typus zugezählt werden müssen. Diese Zellen sind neben den ersteren längs dem am Rande des Mentum verlaufenden Nerven, jedoch nur von der unteren Seite angeordnet (Textfig. 5, z^2). Sie sind desgleichen größer als die gewöhnlichen receptorischen Zellen und stets bipolar. Ihr centraler Fortsatz (Taf. X Fig. 3) tritt in den Nerv ein, während der periphere nach vorn verläuft und eine charakteristische Endverzweigung, die auf Taf. X Fig. 3 abgebildet ist, gibt. Wo sich diese Verzweigung ausbreitet ist schwer zu sagen, da nur Totalpräparate untersucht werden können. Möglicherweise ist sie desgleichen auf dem Hypoderma der Gelenkmembran angeordnet. Über die Zahl dieser Zellen kann ich keine so bestimmte Aussagen, wie im vorhergehenden Fall, machen, da sie sich sehr schwer färben. Ich habe jedoch den Eindruck gewonnen, daß jederseits eine, höchstens zwei gelegen sind.

Die Härchen des Mentums weisen den gewöhnlichen, bereits mehrfach beschriebenen Nervenapparat auf.

7. Pedes.

(Textfig. 6, 7, 8 und Tafel XI, Fig. 1, 2, 8, 9, 10, 11, 12, 13.)

Die Beine der *Aeschna*-Larven bestehen aus einer gut entwickelten Coxa (Textfig. 6 *cox*), einem kleinen Trochanter (*tr*), einem verhältnismäßig sehr großen Trochantinus (*trt*), einem langen Femur und Tibia und einem dreigliedrigen Tarsus mit zwei Krallen. Die drei Extremitätenpaare unterscheiden sich nur durch die Länge des Femurs und der Tibia. In bezug auf die Ausbreitung der Härchen und andrer Organe sind sämtliche drei Paare fast vollkommen gleich gebaut, infolgedessen ich sie bei der weiteren Beschreibung nicht unterscheiden werde.

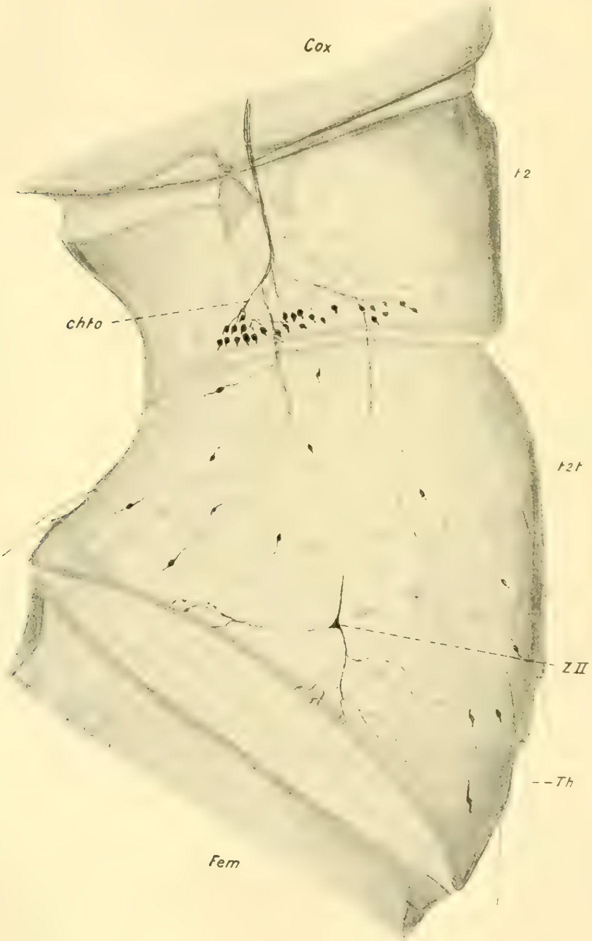
Die Coxa, der Trochanter und der Trochantinus sind mehr oder weniger gleichmäßig mit Härchen bedeckt (Textfig. 6, *Th*), welche ebenso gebaut sind wie die analogen Gebilde der oberen Labrumfläche, d. h. sie sind etwas lanzetförmig, wobei ihre Basen teilweise von einer einseitigen Erhebung der Chitindecke verdeckt werden.

Die allgemeine Decke des Femur ist mit den gleichen Härchen versehen wie die Coxa, der Trochanter und der Trochantinus, zwischen welchen jedoch freilich in bedeutend geringerer Zahl noch fadenförmige Härchen (Taf. XI Fig. 12 *Th*) und sog. »Gruben ohne Kegel« oder »Membrankanäle« (dieselbe Fig. *pk*) angeordnet sind. Längs dem ganzen Femur erstrecken sich außerdem mehrere Reihen kurzer und kräftiger Dornen, in deren Winkel lange fadenförmige Härchen (Taf. XI Fig. 11) sitzen.

Die Tibia ist in ihrem oberen Abschnitt von den gleichen Härchen besetzt wie die Coxa, doch sind sie hier mehr fadenförmig. Längs dem hinteren Rande der Tibia gehen sie zunächst in lange, dornenförmige Härchen über, welche ihrerseits in dem unteren Abschnitt des Randes in dreifach gabelförmige Gebilde übergehen in der Art, wie es auf Taf. XI Fig. 8 abgebildet ist. Gleiche Härchen bedecken auch den unteren Rand jedes Tarsusgliedes, die außerdem noch fadenförmige Härchen tragen.

Außer den erwähnten Organen ist es mir gelungen auf den Extremitäten der *Aeschna*-Larven (sämtlichen dreien Paaren) noch chordotonale Organe zu finden. Zwei Gruppen derartiger Organe sind auf der nach innen und der nach außen gekehrten Trochanterfläche gelegen (auf Textfig. 6 ist bei *chto* nur die innere Gruppe dieser Organe abgebildet). Eine dritte Gruppe liegt im oberen Abschnitt der Tibia (Taf. XI

Fig. 9 und Textfig. 7 *chto*). Diese Gruppe von chordotonalen Organen ist bei vielen Insekten beschrieben worden und entspricht dem subgenualen Teil der typischen tympanalen Organe. Den feineren Bau dieser Organe habe ich nicht studiert, habe jedoch ihren allgemeinen

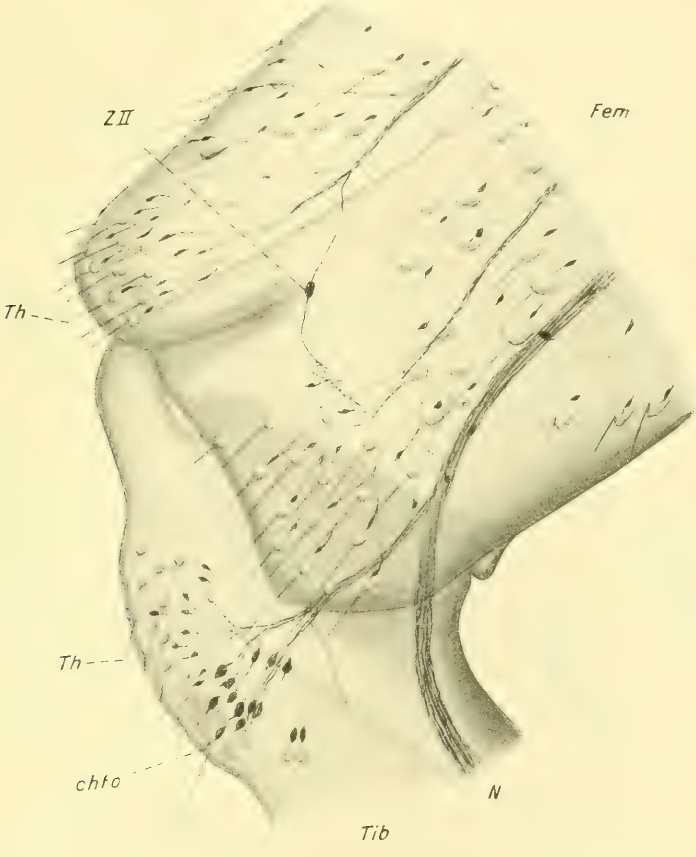


Textfig. 6.

Das Trochantergelenk des dritten Extremitätenpaares einer *Aeschna*-Larve. Gefärbt mit Methylenblau, fixiert in molybdänsaurem Ammonium. Vergr. 80/1. *Cox*, Coxa; *tr*, Trochanter; *trt*, Trochantinus; *Fem*, Femur; *Th*, Tasthärchen; *zII*, Zellen des II. Typus; *chto*, chordotonale Organe.

Charakter feststellen können. An den Lagerungsstellen dieser Organe ist die Chitindecke vollkommen glatt und weist keinerlei Skulptur auf. Unterhalb derselben liegen charakteristische Gebilde, sog. Stifte, welche ausgezeichnet auf frischen Präparaten sichtbar sind und die auf Textfig. 8 abgebildete Form aufweisen.

Die Beschreibung des sensiblen Nervenapparates werde ich mit demjenigen des Tarsus beginnen. Die gabelförmigen Härchen dieses



Textfig. 7.

Kniegelenk des zweiten Extremitätenpaares einer *Aeschna*-Larve. Gefärbt mit Methylenblau, fixiert in molybdänsaurem Ammonium. Vergr. 80/1. *Fem*, Femur; *Tib*, Tibia; *Th*, Tasthaare; *chto*, chordotonale Organe; *ZII*, Zelle des II. Typus; *N*, Nerv.

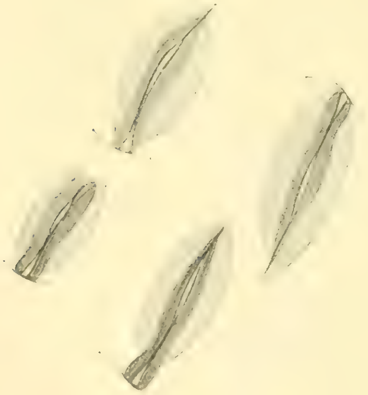
sowie der Tibia werden in der gewöhnlichen Weise von bipolaren receptorischen Zellen des gewöhnlichen Typus innerviert. Diese Zellen sind jedoch sehr klein und machen den Eindruck von einfachen Varikositäten (Taf. XI Fig. 8). Die übrigen Härchen des Tarsus und der Tibia besitzen den gewöhnlichen, bereits mehrfach oben beschriebenen Nervenapparat, infolgedessen ich mich bei denselben nicht länger aufhalten werde.

Die centralen Fortsätze sämtlicher Nervenzellen sammeln sich in mehrere Nerven, wobei sich ihnen noch motorische Fasern anschließen; derartige gemischte Nerven treten in den Femur ein.

Die Nervenapparate der Härchen auf dem Femur werden hinreichend von den Fig. 10, 11, 12 illustriert, so daß eine genauere Beschreibung derselben nicht erforderlich ist; ich will nur einige interessante Einzelheiten hervorheben. An den Härchen des Femur ist es mir zunächst gelungen sehr überzeugende Bilder, von denen eines auf Taf. XI Fig. 10 abgebildet ist, von der Endigung des peripheren Fortsatzes zu erhalten. Deutlich ist es hier zu sehen, daß er an der Basis des Härchens endigt.

In den »Gruben ohne Kegel«, welche auf dem Femur verstreut sind, sind desgleichen deutlich die Endigungsstellen des peripheren Fortsatzes der entsprechenden Nervenzelle sichtbar. Hier verläuft dieser Fortsatz, wie in allen analogen Fällen, in einem Kanal bis zur Membran, die seine Öffnung verschließt und endigt unmittelbar unterhalb derselben (Taf. XI, Fig. 12 *pk*). In den reihenweise längs dem Femur angeordneten Dornen münden ebenso wie in den Dornen der Maske die Ausführungsgänge einzelliger Drüsen aus (Taf. XI Fig. 11 *dz*).

Hier tritt es besonders deutlich hervor, daß die die Härchen innervierenden Zellen, welche in den Winkeln der Dornen angeordnet sind (Taf. XI, Fig. 11, *rz*) in keinerlei Beziehungen zu den Drüsenzellen stehen.



Textfig. 8.

Einige chordotonale Organe der trochantalen Gruppe. *Aeschna*-Larve. Quetschpräparat. Vergrößerung 2000/1.

Außer den angegebenen Nervenzellen sind in dem unteren Abschnitt des Femur stets zwei bipolare Zellen vom II. Typus gelegen, welche baumförmige Endigungen an die Gelenkmembran des Kniegelenkes abgeben (Textfig. 7, *z II*). Leider sind diese Zellen, obgleich sie sich recht gut färben, der Untersuchung schwer zugänglich, da die Chitindecke des Kniegelenkes recht dick ist, eine gewölbte Oberfläche hat und außerdem leicht gefärbt ist.

Die aus der Vereinigung der centralen Fortsätze sämtlicher Zellen des Femur gebildeten Nervenstämmchen treten in die aus der Tibia verlaufenden Nerven ein, ziehen weiter durch den Trochantinus, Trochanter und die Coxa, wobei sie die centralen Fortsätze der Zellen, welche die Härchen dieser Organe innervieren, aufnehmen und treten schließlich in das entsprechende Brustganglion des Bauchnervenstranges in Gestalt eines gemischten Nerven ein. Auf dem Trochantinus auf seiner bei der normalen Beinstellung einwärts gerichteten Seite liegt eine Zelle des II. Typus (Textfig. 6 *z II*).

Diese Zellen, ebenso wie diejenigen der Maske, weisen eine große Formenmannigfaltigkeit auf. Es sind bipolare (Taf. XI Fig. 2) und multipolare Zellen vorhanden (Taf. XI Fig. 1 und Textfig. 6 *z II*). Hinsichtlich der Genesis dieser Zellen sind dieselben Betrachtungen anwendbar, welche ich bei der Beschreibung der analogen Zellen der Maske ausgesprochen habe. Die peripheren Fortsätze dieser Zellen bilden reichliche, baumförmige Verzweigungen auf der Gelenkmembran zwischen Trochantinus und Femur (Textfig. 6 und Taf. XI Fig. 1 und 2). Der centrale Fortsatz tritt in den allgemeinen Stamm ein (Textfig. 6). Hierbei entspringt von ihm wie auch in der Maske zuweilen eine Kollaterale (Taf. XI Fig. I *c*), welche ihre Verzweigungen der allgemeinen baumförmigen Endigung beimengt.

Bei der allgemeinen Beschreibung der sensiblen Nerven des Beines habe ich diejenigen der chordotonalen Organe ausgelassen.

Sowohl in den subgenualen als in den trochanteren Organen ist der Nervenapparat vollkommen gleich, in den trochanteren ist er jedoch dem Studium besser zugänglich.

Jedes chordotonale Organ wird von einer Zelle des gewöhnlichen receptorischen Typus innerviert; die Zellen sind nur größer als die Zellen der Härchen, wie es aus der Textfig. 6 und der Fig. 9 Taf. XI hervorgeht.

Der periphere Fortsatz dieser Zellen tritt in den Hohlraum des Stiftes ein und endigt mit einer kleinen Verdickung. Im Hohlraum ist er hierbei spiralig aufgedreht (Taf. XI Fig. 13). Die Untersuchung derselben an dieser Stelle an Totalpräparaten, die nur bei Anwendung der Methylenblaupräparate möglich ist, ist äußerst schwierig, infolgedessen ich auch nichts Genaueres mitteilen kann. Ich muß nur bemerken, daß SCHWABE (44), der in der letzten Zeit die tympanalen Organe untersucht hat, den Stift für ein Produkt der Nervenzelle hält. Welche

Überlegungen ihn zu dieser Annahme veranlassen, kann ich nicht angeben. Da ich keine Schnittpräparate mit guten histologischen Methoden wie Schwabe angefertigt habe, so kann ich auch keine Kritik seiner Beobachtungen ausüben. Dennoch macht es auf mich den Eindruck, daß die Bilder, wie sie z. B. auf Fig. 13 der Taf. XI wiedergegeben sind, nicht den Befunden von Schwabe entsprechen; mir scheint es einfacher, die Bildung des Stiftes der Drüsenzelle oder der Kappenzelle des chordotonalen Organs zuzusprechen.

Die centralen Fortsätze sämtlicher Zellen der chordotonalen Organe sammeln sich zu einem Stämmchen, welches in den gemeinsamen Beinnerv eintritt, wie es die Textfig. 6 und Taf. XI Fig. 9 dartun.

8. Alae.

Auf den Flügelanhängen der *Aeschna*-Larve sind nur kurze Härchen mit dem gewöhnlichen Nervenapparat in Gestalt einer receptorischen bipolaren Nervenzelle mit unverzweigten Fortsätzen vorhanden.

9. Analanhänge.

Die Analanhänge der *Aeschna*-Larven bestehen aus zwei Cerci und der sog. Analklappe, welche aus drei einzelnen Teilen besteht.

Sowohl auf den Cerci als auch auf der Analklappe sind nur lange, fadenförmige Härchen mit dem gewöhnlichen Nervenapparat angeordnet.

Sowohl die Flügel als die Analanhänge färben sich bedeutend schlechter als die übrigen Organe, infolgedessen ich mich hier mit diesen kurzen und unvollständigen Angaben begnügen muß.

10. Abdomen.

(Textfig. 9; Taf. XI Fig. 3, 4, 5, 6, 7.)

Bereits oben habe ich darauf hingewiesen, daß ich infolge einiger technischer Schwierigkeiten die Brustsegmente und den Kopf nur wenig habe untersuchen können; hinsichtlich derselben kann ich nur angeben, daß sämtliche diese Körperteile bedeckenden Härchen den gewöhnlichen Nervenapparat aufweisen und als sensible Organe anerkannt werden müssen. Das Abdomen ist verhältnismäßig leicht färbbar, infolgedessen es mir gelungen ist, die auf seiner Oberfläche verstreuten Sinnesorgane und deren Nervenapparate recht genau zu untersuchen.

Jedes Abdominalsegment der *Aeschna*-Larve setzt sich aus vier Skleriten zusammen. Auf der Bauchseite besteht er aus dem Sterniten und zwei Pleuren; die Rückenfläche bildet der Tergit. Von den hinteren Ecken des Tergiten entspringen seitlich massive Dornen (Taf. XI Fig. 4), die die Larven zum Schutz gegen Feinde benutzen.

Auf den Sterniten und den Pleuren sind nur kurze Härchen vorhanden, deren Basen von Erhebungen der Chitindecke verdeckt sind (Textfig. 9), ebenso wie auf der oberen Fläche des Labrum und auf den Beinen; dieselben sind bereits oben (vgl. Labrum) beschrieben worden. Außer diesen Härchen sind auf den Tergiten noch gewöhnliche fadenförmige Härchen ungefähr von gleichem Bau wie die Härchen der Antennen vorhanden (Taf. XI Fig. 3 *th*). Zwischen den Härchen finden sich auf den Tergiten, freilich verhältnismäßig selten, sog. Gruben ohne Kegel.

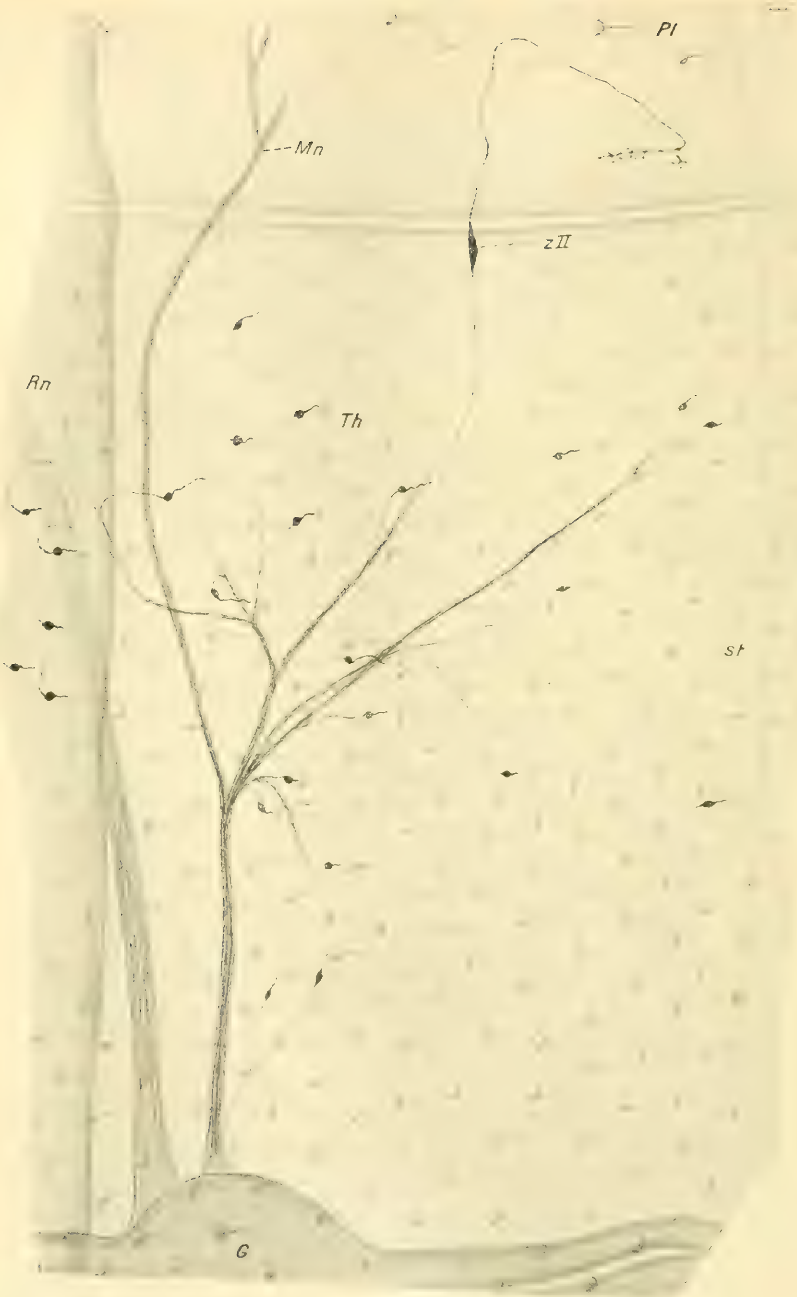
Hervorgehoben muß noch werden der Bau des Hinterrandes der Tergiten und deren Seitendornen. Längs dem hinteren Rande sind mehr oder weniger regelmäßig alternierend fadenförmige Härchen (Taf. XI Fig. 3 *th*) und stumpfe, dornenförmige Auswüchse (*D*, dieselbe Fig.) angeordnet. Auf den großen Seitendornen der Tergiten (Taf. XI Fig. 4) sind längs der ganzen Oberfläche derselben lange (*Th*), längs dem Rande in den Winkeln der kleinen Dornen (*D*) kürzere fadenförmige Härchen (*th*) verstreut.

Die Nervenapparate, mit welchen die beschriebenen Organe der Tergiten, Sterniten und Pleuren versehen sind, haben den gewöhnlichen Bau, wie er bereits mehrfach oben beschrieben und illustriert worden ist (Textfig. 9 und Taf. XI Fig. 3 und 4). Hier seien daher nur die interessantesten Einzelheiten erwähnt.

Auf den Gipfeln der verschiedenen dornenförmigen Auswüchse, die auf den Tergiten gelegen sind (Taf. XI Fig. 3 und 4 *D*) münden (ebenso wie auf den entsprechenden Gebilden des Labium und der Beine) die Ausführungsgänge einzelliger Drüsen aus (*dy* auf Fig. 3 und 4 Taf. XI). Besonders instruktiv stellen sich die Verhältnisse auf Fig. 4 dar. Hier ist der Drüsenausführungsgang (*dz*) bis zum Gipfel des Dornes herauf gefärbt.

Die receptorischen Nervenzellen der Härchen (*rz*) haben auch hier keinerlei Beziehung zu den Drüsen. Die centralen Fortsätze der receptorischen, in den Tergiten gelegenen Zellen ziehen in einem gemeinsamen Stamme mit den motorischen Fasern der Tergiten (Textfig. 9 *kn*) in den Bauchteil des Segmentes und treten in das Ganglion ein.

Auf den Sterniten habe ich häufig Bilder, wie sie auf Textfig. 9 abgebildet sind, beobachtet. Es können nämlich hier die centralen Fortsätze der receptorischen Zellen direkt von diesen bis zu dem Ganglion verfolgt werden. Die zu diesem verlaufenden Nerven sind zunächst



Textfig. 9.

Die rechte Seite des unteren Abschnittes des vierten Abdominalsegmentes. Färbung mit Methylenblau, Fixierung in molybdänsaurem Ammon. Vergr. 80/1. *Pl*, Pleura; *St*, Sternitum; *G*, drittes Abdominalganglion; *Mn*, motorischer Ast; *Kn*, zum Tergiten verlaufender Nerv; *Th*, Tastzellen; *zII*, Zelle des II. Typus.

rein sensibel, darauf gesellen sich jedoch zu ihnen auch motorische (*Wn*), so daß auch hier der Nerv von gemischtem Charakter in das Ganglion übergeht.

Außer den receptorischen mit den Härchen verbundenen Nerven sind in den Sterniten auch Zellen des II. Typus vorhanden (Textfig. 9, *z II*). Diese Zellen sind auch hier ebenso gesetzmäßig angeordnet wie im Trochantinus und in der Maske; in jedem Sterniten (außer dem 9. und 10. Segmente) sind je zwei Zellen gelegen, jederseits je eine (Textfig. 9). Stets sind sie unweit der Grenze zwischen Sterniten und den Pleuren angeordnet. In der Mehrzahl der Fälle sind diese Zellen bipolar (Taf. XI, Fig. 7, 6, 5), so daß sie außer dem centralen zum gemeinsamen Nerven abgehenden Fortsatz, nur einen peripheren Fortsatz haben. Letzterer verläuft zur Grenze zwischen Sterniten und Pleura, geht in die letztere über und bildet unweit von der Grenze eine baumförmige variköse Verzweigung, deren Ästchen zwischen den Zellen des Hypoderma endigen. Den Charakter dieser Verzweigungen geben die Fig. 5, 6 und 7 der Taf. XI wieder. Eine sehr charakteristische Form weisen die Verzweigungen der Zellen des II. Typus im achten (dem letzten, in dem sie überhaupt angetroffen werden) auf. Eine derartige Zelle ist auf der Fig. 5 der Taf. XI abgebildet: die Endverzweigung erscheint hier mehr gedrängt.

IV. Zusammenfassung und allgemeine Schlüsse.

Bei der Zusammenfassung des oben sowohl in bezug auf die Sinnesorgane als auch ihrer Nervenapparate bei den *Aeschna*-Larven Mitgeteilten halte ich es für angebracht, die wichtigeren Befunde hervorzuheben.

Die Sinnesorgane der *Aeschna*-Larven (natürlich ausgenommen die Augen) können leicht in drei Gruppen geschieden werden.

Der ersten Gruppe gehören die Tasthärchen an. Als solche stellen sich ausnahmslos sämtliche Härchen dar, welche den Körper der Larven und dessen sämtliche Anhänge bekleiden. — Charakteristisch für die Tasthärchen sind die Endigungen der Fortsätze der sie innervierenden Zellen an der Basis der Härchen (Taf. IX Fig. 1, 3, 5; Taf. X Fig. 9; Taf. XI Fig. 3, 4, 8, 10, 11 und 12).

Der zweiten Gruppe sind sämtliche sog. Geschmacksorgane (Organe des chemischen Sinnes) zuzurechnen. Hierher gehören somit die Kegel der Antennenenden und der Maxillarpalpen (Taf. IX Fig. 2; Taf. X Fig. 1), die Geschmacksorgane der unteren Fläche des Labrum und des Epipharynx (Taf. IX Fig. 6, 7, 8), die sog. Gruben ohne Kegel oder

Membrankanäle, die auf den Antennen (Taf. IX Fig. 4), den Mandibeln, den Beinen (Taf. XI Fig. 12) und auf den Abdominaltergiten verstreut sind, und schließlich die einfachen Kanäle der Maxillen (Taf. X Fig. 6) und der Labrumpalpen (Taf. X Fig. 8). Für sämtliche diese Organe ist die maximale Annäherung der Enden der peripheren Fortsätze der sie innervierenden Zellen an die Außenwelt ungemein charakteristisch. Von letzterer scheidet sie tatsächlich nur eine dünne Chitinmembran, die häufig (z. B. in den einfachen Kanälen) kaum wahrnehmbar ist.

Mir scheint es, daß der Unterschied im Verhalten der Nerven zu den Härchen und zu den Organen des chemischen Sinnes nicht ohne Bedeutung ist. Im ersten Falle hat das Organ (das Härchen) die Aufgabe mechanische Reize aufzunehmen, wobei das Härchen das vermittelnde Glied darstellt. Die an der Basis desselben gelegene Nervenendigung, die selber von der Außenwelt entfernt ist, erhält den Reiz durch die Vermittelung des Härchens (hier kann sogar eine Analogie mit den Haaren der Säugetiere durchgeführt werden). Für die Organe des chemischen Sinnes ist jedoch die möglichst nahe Berührung der perzipierenden Nervenelemente mit der Außenwelt äußerst wichtig, was auch tatsächlich vorhanden ist.

Zur dritten Gruppe gehören die chordotonalen Organe, welche ich bei den *Aeschna*-Larven auf allen Beinen in den Trochanteren und in den subgenualen Teilen der Tibia gefunden habe (Taf. XI Fig. 9 und 13 und Textfig. 6 7 und 8).

Das von mir bei den *Aeschna*-Larven gefundene Jonstonsche Organ (Taf. IX Fig. 4) ist ein kompliziertes Organ, daß auf einfachere zurückgeführt werden kann. Seine Funktion ist mir unklar geblieben, da auf Grund einer morphologischen Beobachtung allein kein bestimmter Schluß gezogen werden kann.

Mit sensiblen Nervenelementen, und zwar mit Zellen des II. Typus, sind außer den Sinnesorganen auch einige Abschnitte der Hautdecke, in der Mehrzahl der Fälle die Gelenkmembranen, versehen.

Das periphere sensible Nervensystem der *Aeschna*-Larven besteht hauptsächlich aus bipolaren Zellen; dieselben sind zu je einer unterhalb des Hypoderma neben jedem Sinnesorgan (Härchen, Gruben) angeordnet. Eine Ausnahme bilden nur die Geschmacksorgane des Labrum, welche von einer Zellgruppe innerviert werden. Von den spindelförmigen Zellen entspringen zwei Fortsätze: ein peripherer, zum Sinnesorgan verlaufender, der sich niemals verzweigt und ein zum

Centralnervensystem verlaufender, desgleichen unverzweigter, jedoch variköser.

Außer Zellen dieses Typus sind in dem sensiblen Nervensystem der *Aeschna*-Larven noch andre Zellen vorhanden, welche ich als Zellen vom II. Typus zu bezeichnen vorschlage. Das charakteristische morphologische Kennzeichen dieser Zellen bilden die baumförmig verzweigten peripheren Fortsätze (Taf. IX Fig. 4; Taf. X Fig. 2, 3, 4, 7; Taf. XI Fig. 1, 2, 5, 6, 7). Die centralen Fortsätze verlaufen wie diejenigen der Zellen des I. Typus zum Centralorgan. Charakteristisch ist für diese Zellen bei den *Aeschna*-Larven ihre Ausbreitung; stets sind sie an bestimmten Stellen in bestimmter Zahl gelegen (nur bei dem Jonstonschen Organ kann ich dieses nicht mit absoluter Sicherheit behaupten). Zwei dieser Zellen befinden sich im Mentum der Maske, je zwei in jedem Femur in der Nähe des Kniegelenks, je eine in jedem Trochantinus und schließlich je zwei im 1. bis 8. Abdominalsegment. Diese Zellen sind somit fast stets auf den Gelenken gelegen und innervieren das Hypoderma der Gelenkmembranen, d. h. die weicheren und zarteren Teile der Decke.

Das Verhalten der centralen Fortsätze der sensiblen Zellen beider Typen zu den Elementen des Centralnervensystems sollen in meiner nächsten Arbeit, welche das Centralnervensystem der *Aeschna*-Larven behandeln wird, besprochen werden.

Aus der Zusammenstellung meiner Befunde mit denjenigen von vom Rath (40), Duboscq (10), Holmgren (16, 17), R. Monti (30) ergibt es sich, daß die Befunde bei den *Aeschna*-Larven die widersprechenden Ansichten der Autoren (vgl. Literaturübersicht) einander näher bringen. Holmgren beschreibt neben bipolaren Zellen des gewöhnlichen Typus noch ein unterhalb des Hypoderma gelegenes Netz, das von multipolaren, desgleichen mit dem Centralnervensystem verbundenen Zellen gebildet wird. (Diese Zellen hat wahrscheinlich auch R. Monti beschrieben.) vom Rath und Duboscq stellen das Vorhandensein dieser Zellen bei Insekten vollkommen in Abrede, wobei letzterer sogar behauptet, daß die von Holmgren beschriebenen Zellen keine Nervenzellen seien.

Die *Aeschna*-Larven besitzen nun ein sensibles Nervensystem, welches vorwiegend aus Zellen besteht, wie sie von vom Rath und Duboscq beschrieben wurden; in den Bestand desselben gehen jedoch auch Zellen des II. Typus ein, welche meiner Meinung nach den Zellen von Holmgren und R. Monti entsprechen; ich sehe keine Veranlassung dieselben, wie es Holmgren tut, aus dem allgemeinen sensiblen System auszusondern.

Auf Grundlage der Befunde bei den *Aeschna*-Larven allein wage ich es nicht weitere Schlüsse zu machen und dieselben auf alle Insekten auszubreiten. Davon hält mich zunächst der Widerspruch in den Ansichten der zitierten Forscher, welcher bereits mehrfach erwähnt wurde, und ferner die Befunde, welche ich selber bei den Larven des Maikäfers und bei der Blatta erhoben habe, und die ich in der nächsten Zeit zu veröffentlichen gedenke, zurück. Aus diesen Befunden ergibt es sich vor allem, daß das periphere sensible Nervensystem bei den einzelnen Insekten durchaus nicht gleich gebaut ist. Die Anwesenheit von Zellen zweier Typen in demselben halte ich jedoch für feststehend, sowohl auf Grund meiner Beobachtungen als auch derjenigen von R. MONTI, HOLMGREN, VOM RATH und DUBOSCQ.

Zum Schluß halte ich es für erforderlich einen Vergleich des sensiblen Nervensystems der Insekten mit demjenigen bei andern Arthropoden zu machen. Mehr oder weniger vollständig und mit speziellen Methoden ist es leider nur bei *Astacus fluviat*, ein für diesen Zweck recht günstiges und daher auch von vielen Autoren studiertes Objekt, erforscht.

VOM RATH (40) und darauf RETZIUS (41) haben an den Härchen der durchsichtigen Mundwerkzeuge bipolare, receptorische Zellen beschrieben. In demselben Jahre beschrieb BETHE (4) ein subkutanes Netz, welches aus multipolaren, mit dem Centralnervensystem nicht verbundenen Zellen besteht. VOM RATH (40) und HOLMGREN (17) stellten den Nervencharakter dieser Zellen in Abrede. Ungeachtet dessen beschrieben NUSSBAUM und SCHREIBER (33) abermals dieses Netz, wobei sie sogar mehrere Zelltypen in demselben fanden. Alle diese Zellen erwiesen sich als multipolare, wobei der eine Fortsatz derselben mit dem Centralorgan verbunden ist, welchen augenscheinlich BETHE nicht gesehen hat. Auch bei dem Flußkrebs besteht somit das periphere Nervensystem aus zwei Zelltypen: den gewöhnlichen receptorischen Zellen mit verzweigtem, peripheren Fortsatze, welche vollkommen den von mir bei den *Aeschna*-Larven beschriebenen Zellen des II. Typus entsprechen. Bei einigen andern Crustaceen (*Carcinus*, *Hommarus*, *Mysis*, *Palaemon* und viele andre) sind nur receptorische Zellen gefunden worden, was jedoch durch unvollkommene Beobachtung erklärt werden kann.

Beim Vergleich der Zellen, welche das subkutane Netz bei *Astacus* bilden, mit den von HOLMGREN beschriebenen Zellen bei Raupen und den Zellen vom II. Typus bei den *Aeschna*-Larven resultiert ein allgemeines Schema des Baues des peripheren Nervensystems bei den Arthropoden. Dasselbe besteht überall aus Zellen von zweierlei Typus, und erhält einen verschiedenen Charakter je nach dem Vorwiegen von Zellen eines dieser Typen.

Zum Schluß spreche ich meinen aufrichtigen Dank meinem hochverehrten Lehrer Prof. Dr. A. S. Dogiel aus für seine zahlreichen Ratschläge sowie für sein freundliches Entgegenkommen, das mir bei meinen Arbeiten von seiner Seite stets zuteil wird.

St. Petersburg, August 1911.

Literatur.

1. Allen, Studies on the nervous system of Crustacea. Quart. Journ. of Micr. Sc. 1894.
2. A. Bethe, Studien über das Centralnervensystem von Carcinus moenas. Arch. f. mikr. Anatomie. 1895.
3. — Die Otocysten von Mysis. Zool. Jahrbücher, Abt. Ont. 1895.
4. — Ein Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von Astacus fluviatilis. Anat. Anz. 1896.
5. — Vergleichende Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.
6. A. Berlese, Gli Insetti. Milano 1909.
7. Ch. Manning Child, Ein bisher wenig beachtetes Sinnesorgan der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.
8. Claus. Bemerkungen über die Nervenendigungen in den Hautsinnesorganen der Arthropoden insbes. Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XVII. 1894.
9. — Über das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen. Ibid. 1891.
10. O. Duboscq, Sur le système nerveux sensitif des Tracheates (Orthoptères, Chilopodes). Arch. zool. exp. T. 5. 1898.
11. J. Gazagnaire, Organes de la gustation chez les coleoptères. Compt. rend. de l'acad. de sciences. T. CII. 1886.
12. Graber, Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und Aufnahmestellen chemischer Reize bei den Tieren. Biol. Centralbl. Bd. V. 1885.
13. — Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. XXXVI. 1876.
14. — Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. mikr. Anat. Bd. XX. 1882.
15. M. Heidenhain, Plasma und Zelle. Bd. II. 1910. Jena.
16. E. Holmgren, Studien öfver hudens on evertebrat hudorg. morpholog. hos skand. makrolepidopterenlarven. R. Svenska Vetensk Akad. Handlingar. 1895.
17. — Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. Anat. Anz. Bd. XII. 1896.

18. Hauser, Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Diese Zeitschr. 1880.

19. Hurst, The Puppal stage of Culex. Inaug. Dissert. Leipzig 1890.

20. Jonston, Auditory Apparatus of the Culex Mosquito. Journ. of. Micr. Sc. Old Series. Vol. III. 1855.

21. Jacobson und Bianki, Orthoptera und Pseudoneuroptera. St. Petersburg. 1905. (Russisch.)

22. Kräpelin, Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Hamburg 1883.

23. Kunkel et Gazagnaire, Rapport du cylinderaxe et des cellules nerveuses périphériques avec les organes des sens chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. 1881.

24. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

25. Leidig, Anatomisches über Corethra plumicornis. Diese Zeitschrit. 1851.

26. — Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. 1886.

27. — Geruchs und -Gehörorgane der Krebse und Insekten. Arch. für Anat. und Physiol. 1860.

28. Lespés, Ann. Sc. Natur. (4.) Vol. IX. 1858.

29. A. M. Mayer, Researches in Acoustics. Paper Nr. 5. Amer. Journ. of Scienc. Serie III. Vol. VIII. 1874.

30. Rina Monti, Ricerche microscopiche sul sistema nervoso degli Insetti. Bolletino Scientif. Pavia. Anno XV und XVI. 1893—1894.

31. Nagel, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über die Geruchs- und Geschmacksorgane. Bibl. Zoologica. Hft. 18. 1894.

32. Nemec, Zur Kenntnis des peripheren Nervensystems einiger Crustaceen. Anat. Anz. 1896.

33. Nussbaum und Schreiber, Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems bei den Crustaceen. Biol. Centralbl. 1897.

34. Pakcard, Notes on the epipharynx and the epipharyngeal organs of tast in mandibulate Insects. Psyche. Vol. V. 1889.

35. — Textbook of Entomology. London 1903.

36. O. vom Rath, Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888.

37. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz. 1891.

38. — Über die von Claus beschriebenen Nervenendigungen in den Sinneshaaren der Crustaceen. Zool. Anz. 1892.

39. — Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden. Berichte der Naturforschergesellschaft zu Freiburg. 1894.

40. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

41. G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Crustaceen. Biol. Unters. Neue Folge. VII. 1895.

42. — Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biolog. Unters. N. F. Bd. I. 1890.

43. E. Röhler, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zoolog. Jahrbücher, Abt. Ont. 1905.

44. Schwabe, Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Bibl. Zoologica. 1906.

45. C. Semper, Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. VII.
46. Viallanes, Sur les terminaisons nerveuses sensitives dans la peau de quelques insectes. C. R. Acad. de Sc. 1818.
47. — Recherches sur l'histologie des Insectes etc. Ann. Sc. nat. 6me Ser. T. XIV. 1882.
48. A. Zawarzin, Histologische Studien über Insekten I. Das Herz der Aeschnalarven. Diese Zeitschr. Bd. XCVII. 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Zeichnungen sind mit Hilfe des Zeichenapparates von Abbe nach Präparaten, die in Methylenblau gefärbt und mit molybdänsaurem Ammonium fixiert worden waren, angefertigt worden.

Als Material haben für sämtliche Präparate *Aeschna*-Larven gedient.

Tafel IX.

Fig. 1. Vergr. 740 : 1. Optischer Querschnitt durch die Wand eines Antennengliedes mit einem Tasthaare. *ch*, Chitindecke; *th*, Tasthaar; *k*, zum Tasthaar führender Kanal im Chitin; *rz*, sensible Nervenzelle.

Fig. 2. Vergr. 650 : 1. Das Ende des letzten Antennengliedes. *K*, Endorgan; *k*, Kegel; *th* und *Th*, Tasthärchen; *kz*, einen Kegel innervierende Zelle; *Kz*, das Endorgan innervierende Zelle.

Fig. 3. Vergr. 367 : 1. Ein Antennenglied (aus der Mitte der Antenne); *th*, Tasthärchen; *rz*, dieselben innervierende Zellen; *n*, Nervenstämmchen.

Fig. 4. Vergr. 285 : 1. Das zweite Antennenglied mit dem Jonstonschen Organ. *I*, *II*, *III*., das erste, zweite und dritte Glied; *pk*, sogenannter Membrankanal; *th*, Tasthärchen; *rz*, receptorische Zellen; *ZII*, verzweigte Fortsätze von Zellen des II. Typus; *N*, Nervenstämmchen.

Fig. 5. Vergr. 650 : 1. Antenales Tasthärchen von oben gesehen; *th*, Tasthärchen; *k*, der zu demselben führende Kanal; *rz*, die dasselbe innervierende Zelle.

Fig. 6. Vergr. 740 : 1. Einzelne Geschmacksknospe aus dem Labrum. *rzg*, eine Gruppe ihrer receptorischen Zellen; *dn*, deren zentrale Fortsätze; *de*, baumförmige Endverzweigung.

Fig. 7. Vergr. 367 : 1. Eine dreifache Geschmacksknospe aus dem Labrum; *rzg*, Gruppe ihrer receptorischen Zellen; *dn*, Nervenstämmchen gebildet aus den zentralen Fortsätzen derselben.

Fig. 8. Vergr. 285 : 1. Teil der unteren Fläche des Labrum. *th*, Tasthärchen; go^1, einzelne, go^2, doppelte, go^3, dreifache Geschmacksknospe; z^2, Zellen in Nerven; *n*, Nervenstämmchen.

Tafel X.

Fig. 1. Vergr. 285 : 1. Ende des Palpus maxillaris; *kp*, Endorgan; *k*, Kegel; *kpz*, Zellen des Endorgans; *kz*, Zellen der Kegel.

Fig. 2. Vergr. 250 : 1. Zelle des II. Typus aus der Maske. *zf*, centrale Fortsatz; *pf*, periphere Fortsätze; *col*, Kollaterale: *Ev*, Endverzweigung.

Fig. 3. Vergr. 285 : 1. Zelle des II. Typus (im Verlauf eines Nerven) aus der Maske. *N*, Nerv; z^2, Zelle; *Ev*, ihre Endverzweigung.

Fig. 4. Vergr. 360 : 1. Zelle des II. Typus aus der Maske.

Fig. 5. Vergr. 285 : 1. Dorn mit einem Haare aus der Maske. Optischer Querschnitt. *D*, Dorn; *th*, Tasthärchen; *ch*, Chitindecke; *rz*, Nervenzelle; *dz*, Drüsenzelle.

Fig. 6. Vergr. 285 : 1. Eine Gruppe einfacher Kanäle auf der Kauplatte der Maxille. *Z*, deren Randzahn; *Zz*, Nervenzelle, die ihre Fortsätze zum Zahn entsendet; *pk*, Kanäle; *n*, Nervenstämmchen; *a*, receptorische Zelle miteinander genäherten Fortsätzen.

Fig. 7. Vergr. 285 : 1. Zelle des II. Typus aus der Maske. *n*, Neurilemma?

Fig. 8. Vergr. 285 : 1. Einfache Kanäle aus dem Palpus labialis im optischen Durchschnitt. *pk*, Kanäle; *rz*, deren Zellen; *n*, Nerv; *ch*, Chitin.

Fig. 9. Vergr. 285 : 1. Rand des Lobus externus der Maske im optischen Durchschnitt. *ch*, Chitin; *kh*, Tasthärchen; *khc*, deren Kanäle; *schp*, Schneideplatten; *plk*, deren Kanäle; *rz*, Zellen, welche die Härchen innervieren.

Fig. 10. Vergr. 285 : 1. Vorderer Rand des Mentum im optischen Durchschnitt. *th*, Tasthärchen; *hh*, zu denselben führende Kanäle; *ch*, Chitin; *rz*, receptorische Zellen.

Tafel XI.

Fig. 1. Vergr. 285 : 1. Zelle des II. Typus aus dem Trochantinus. *FT*, Grenze zwischen Trochantinus und Femur; *zf*, centraler Fortsatz; col, Kollaterale.

Fig. 2. Vergr. 285 : 1. Dasselbe wie Fig. 1; dieselben Bezeichnungen.

Fig. 3. Vergr. 285 : 1. Hinterer Rand eines abdominalen Tergiten. *D*, Dorn; *th*, Tasthärchen; *rz*, receptorische Zelle; *dz*, Drüsenzelle.

Fig. 4. Vergr. 198 : 1. Seitendorn eines abdominalen Tergiten. *Th* und *th*, Tasthärchen; *D*, Dorn; *Dz*, Drüsenzellen; *rz*, receptorische Zellen.

Fig. 5. Vergr. 198 : 1. Zelle des II. Typus aus dem Sterniten des achten Segmentes. *zf*, centraler Fortsatz.

Fig. 6. Vergr. 285 : 1. Zelle des II. Typus aus einem abdominalen Sterniten. *St*, Sternit; *Pt*, Pleura.

Fig. 7. Vergr. 115 : 1. Dasselbe; dieselben Bezeichnungen: *a*, Seitenfortsatz (unvollkommen gefärbt).

Fig. 8. Vergr. 285 : 1. Härchen aus dem Tarsus. *rz*, seine Nervenzelle.

Fig. 9. Vergr. 198 : 1. Kniegelenk. *F*, Femur; *t*, Tibia; *Th*, Tasthärchen; *chto*, Gruppe chordotonaler Organe.

Fig. 10. Vergr. 740 : 1. Endigung des peripheren Fortsatzes einer receptorischen Zelle auf einem lanzettförmigen Härchen (*th*, nicht das ganze abgebildet) vom Femur.

Fig. 11. Vergr. 285 : 1. Eine Reihe von Dornen mit Härchen vom Femur. *D*, Dorn; *Th*, Tasthärchen; *dz*, Drüsenzelle; *sz*, Nervenzelle.

Fig. 12. Vergr. 285 : 1. Teil der Decke des Femur. *Fh*, fadenförmige Härchen; *Lh*, lanzettförmige Härchen; *pk*, Membrankanal.

Fig. 13. Vergr. 1120 : 1. Ein chordotonales Organ aus dem Trochanter. *St*, Stift.

Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchien.

Von

Nils Odhner.

(Aus dem zootomischen Institut der Universität zu Stockholm.)

Mit 40 Figuren im Text.

Inhalt.

Seite
Einleitung 288
I. Beschreibender Teil 292
  Fam. Soelmyidae 293
  Fam. Nuculidae 293
  Fam. Anomiidae 297
  Fam. Arcidae 298
  Fam. Trigoniidae 300
  Fam. Mytilidae 302
  Fam. Pectinidae 305
  Fam. Limidae 307
  Fam. Aviculidae 309
  Fam. Ostreidae 311
  Fam. Carditidae 314
  Fam. Astartidae 315
  Fam. Cyprinidae 317
  Fam. Lucinidae 318
  Fam. Cyamiidae 320
  Fam. Galeommidae 321
  Fam. Unionidae 321
  Fam. Cyrenidae 325
  Fam. Sphaeriidae 327
  Fam. Cyrenellidae 332
  Fam. Aetheriidae 334
  Fam. Dreissensiidae 334
  Fam. Modiolarcidae 336
  Fam. Tellinidae 336
  Fam. Mactridae 339
  Fam. Veneridae 340

Seite
Fam. Cardiidae, Tridacnidae und Chamidae 341
Fam. Myidae 343
Fam. Solenidae 344
Fam. Saxicavidae 345
Fam. Pholadidae 346
Fam. Teredinidae 347
Fam. Pandoridae 348
Fam. Lyonsiidae 350
Fam. Anatinidae 351
Septibranchia 353
II. Vergleichender Teil 354
1. Der phylogenetische Zusammenhang der Nephridiumtypen 354
Die Lage 354
Die Gestalt 362
Die Nephridialkommunikation 368
Der histologische Bau 371
Die Beziehungen zu den Genitalorganen 372
Rückblick auf die Phylogenie der Nephridien 375
2. Die Phylogenie der Nephridien im Vergleich zu der andrer Organsysteme 376
Die Kiemen 377
Die Schalenzähne 379
Anhang. Bemerkungen über das System der Lamellibranchien 386
Literaturverzeichnis 389

Einleitung.

Mit Ausnahme einer Arbeit von Lacaze-Duthiers vom Jahre 1855 ist der Bau der Nephridien oder der Bojanusschen Organe der Lamellibranchien bisher noch nicht Gegenstand einer vollständigen vergleichenden Untersuchung gewesen. In deskriptiven anatomischen Arbeiten sind jedoch vielfach auch die Nephridien mehr oder weniger vollständig behandelt. Aus diesen Beschreibungen ihrer Morphologie erhält man den Eindruck, als wären die Nephridien sehr einfach gebaute Organe, die bei einer vergleichenden Untersuchung kaum lohnende Resultate geben würden. Wegen ihrer vermuteten Einförmigkeit hat man sie als systematisch unwichtig betrachtet und sie darum nicht näher studiert. In dieser Auffassung stimmen sowohl Pelseneer als Dall überein, die vor andern ein auf anatomische Charakterzüge gegründetes System der Lamellibranchien aufzubauen gesucht haben.

Mit anatomischen Untersuchungen von Pisidien beschäftigt, fand ich bei diesen ein Nephridium, ähnlich demjenigen von *Sphaerium*, das von dem gewöhnlichen Typus wesentlich abweicht, und die Versuche, die phylogenetische Entwicklung desselben zu erklären, haben zu einer eingehenden komparativen Untersuchung der meisten Lamellibranchiatenfamilien geführt.

Die Untersuchung gründet sich hauptsächlich auf selbständige Arbeiten über in Schnitten zerlegtes oder dissециertes Material, nur in einigen Fällen, wo solches nicht zu meiner Verfügung gestanden hat, und wo vollständige Beschreibungen in der Literatur vorliegen, sind die betreffenden Angaben zitiert worden. Mehrfach habe ich auch solche Arbeiten durch eigene Untersuchungen kontrolliert.

Da es meine Hauptaufgabe gewesen ist, die Morphologie der Nieren zu studieren, habe ich auf weitläufige histologische Untersuchungen verzichtet, und meistens nur insofern den histologischen Bau berücksichtigt, als dieser von phylogenetischer Bedeutung zu sein scheint.

Ich bin dabei bestrebt gewesen, nicht nur einzelne Schnitte, sondern auch das aus diesen rekonstruierte Organ abzubilden. Die Abbildungen sind vielleicht allzu zahlreich geworden, ich sehe aber darin nur einen Vorteil, indem die Darstellung dadurch erleichtert und kontrolliert werden kann. Die Rekonstruktionen sind graphisch ausgeführt, und in schwierigen Fällen habe ich dabei die schräge Konstruktion benutzt, die ich in dem »Anatomischen Anzeiger« neulich beschrieben habe[1].

Die Methode ist in Kürze die folgende. Man denkt sich den Gegenstand in einem Klotze eingezeichnet; diesem Klotz kann man eine beliebige Stellung zum Auge geben, und für den fraglichen Zweck ist es am meisten geeignet, ihn schräg zu sehen. Aus den Dimensionen und der Zahl der gezeichneten Schnitte kann man die Größe des Klotzes berechnen, wonach er sich leicht nach perspektivischen Grundsätzen konstruieren läßt. Jeder Schnitt entspricht einer bestimmten Ebene in dem Klotze, die leicht eingelegt werden kann. Man hat nun die Schnitte auf diese schräg gestellten Ebenen überzuführen, wobei man sich eines rechtwinklichen und eines diesem entsprechenden schrägen Coordinatensystems bedient. Die Schnitte können auf diese Weise nacheinander in den Klotz eingeschrieben und die Konturen durch Grenzflächen miteinander verbunden werden. Der Gegenstand ist damit fertig rekonstruiert. — Für näheres Unterrichten über die Prinzipien und das Verfahren muß ich auf die zitierte Arbeit verweisen.

Die in der vorliegenden Arbeit benutzte systematische Aufstellung ist das bis jetzt allgemein acceptierte System von PELSENEER, das sich auf den Bau der Kiemen stützt; doch sei schon hier bemerkt, daß, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, dieses System nicht als der Ausdruck natürlicher Verwandtschaft angesehen werden kann.

---

[1] NILS ODHNER, Eine neue graphische Methode zur Rekonstruktion von Schnittserien in schräger Stellung. Anatomischer Anzeiger. Bd. XXXIX. Nr. 11 und 12. 1911.

Die folgende Untersuchung zielt darauf hin, 1. die Morphologie (Lage und Bau) der Nephridien nebst ihren Relationen zu den Genitalorganen bei verschiedenen Formen darzulegen und 2. durch Vergleich der Befunde die Phylogenie des Bojanusschen Organes innerhalb der Lamellibranchien zu beurteilen, um dadurch einen Beitrag zu unsrer sehr unvollständigen Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse der Muscheln zu liefern. Die Resultate über das Bojanussche Organ werden hier zuletzt durch den Vergleich mit den Befunden über andre Organsysteme geprüft werden.

Schließlich will ich hier die Gelegenheit benutzen, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor W. Leche, unter dessen Leitung ich gearbeitet habe, meinen besten Dank auszusprechen, sowohl für seine wertvollen Ratschläge, als auch für das rege Interesse und die große Bereitwilligkeit, womit er mir Material zur Verfügung gestellt hat. Auch Herrn Professor Hj. Théel bin ich zu großem Dank verbunden für seine Güte, mir die reichhaltigen Sammlungen des Reichsmuseums zugänglich zu machen.

In ihrer einfachsten Gestalt bestehen die Nephridien der Lamellibranchien aus einem paarigen schlauchförmigen Kanal, der das Perikardium mit der äußeren Mantelhöhle verbindet. Von dem ersten tritt der Schlauch mit dem sog. Wimpertrichter heraus (auch genannt: Perikardial- oder Nephridialtrichter, Nierenspritze, Reno-Perikardialgang usw.), der einen kürzeren oder längeren Kanal darstellt, welcher mit Cilien oder starken Geißeln ausgekleidet ist und unmittelbar durch das Nephrostom mit dem Perikardium kommuniziert. Die äußere Nephridialöffnung, die man zweckmäßig Nephroprokt nennen kann, befindet sich an der äußeren Seite des Körpers nahe an der Kiemenbasis und liegt gewöhnlich in der Nähe des Nephrostomes, aber außerhalb dieses. Der Nephroprokt führt gewöhnlich in eine Ausbuchtung der Mantelhöhle hinaus, die sich zwischen dem Fuß und dem hinteren Schließmuskel emporhebt und als Sinus urogenitalis oder S. posterior bezeichnet werden kann. Oft gehört der Nephroprokt einem besonderen Endabschnitt oder Ureter der Niere an.

Das eigentliche Nephridium ist oft zu einer Schlinge ausgebildet, deren einer Schenkel von dem Perikardium herausführt und den proximalen Teil bildet, während der andre, der distale Teil, zu dem Nephroprokt geht. Der erste wird oft auch Perikardialteil, Innensack, exkretorischer Teil, antero-posteriorer Schenkel, Nierensack usw. genannt, während der distale als Außensack, ausführender Teil, Nierengang u. a. bezeichnet wird. Eine einheitliche Terminologie besteht also nicht und ist auch schwer einzuführen, da die betreffenden Schenkel hinsichtlich ihrer Lage und Gestalt vielfach wechseln. Die Namen Perikardialteil oder proximaler Schenkel sind unter allen Umständen anwendbar, nicht aber: Innensack, da er oft nach außen liegt und oft nicht sackförmig ist, noch exkretorischer Teil, da er meist nicht exkretorisch ist, noch antero-posteriorer Schenkel, da seine Richtung auch postero-anterior sein kann. Der distale Schenkel ist mit dieser Bezeichnung am besten bestimmt; Außensack ist er nicht immer, denn, wenn auch der Name seine Beziehung zu der äußeren Mantelhöhle in erster Linie angibt, so ist er doch irreführend, da er auch die Lage zu dem perikardialen Schenkel bezeichnen kann, und diese ist nicht immer eine äußere. »Ausführender Teil« ist unpassend, da man damit eigentlich nur den Endabschnitt meinen kann.

Gewöhnlich enthält der proximale Schenkel bewimpertes, der distale exkretorisches Epithel. Das letzte besteht aus blasen- oder becherförmigen Zellen mit basalen Kernen, und das Lumen der Zellen ist mit Konkretionen (= Exkretionsprodukte) gefüllt.

Noch hervorzuheben ist die überall geltende Regel, daß die äußere Nephridialöffnung eine Lage außerhalb des Cerebrovisceralkonnektives hat, was LACAZE-DUTHIERS zuerst entdeckt und PELSENEER »ektaxial« bezeichnet hat.

Die jetzt skizzierte Grundform des Nephridiums erhält sich nur bei wenigen Muscheln unverändert. Bei der Mehrzahl entwickelt sich diese Form mehr oder weniger in progressiver Richtung durch verschiedenartige Komplikationen. Diese zielen alle darauf hin die Fläche der exkretorischen Wand zu vergrößern. Sie gehen in zwei Richtungen vor sich, teils durch ein mehr oder weniger intensives Fälteln der Wände, teils durch eine Aufwindung des ganzen Organes zu einem komplizierten Schlingensystem.

Zu dem Umformen des Grundtypus tragen auch Veränderungen der Größen- und Lageverhältnisse der Nieren bei; gewöhnlich nimmt der distale Teil am Volum zu, so daß er oft allein fast das ganze Nephridium repräsentiert; unter Umständen kann aber auch der proximale Teil die Hauptpartie des Organes einnehmen.

Eine weitere Umbildung äußert sich in der Beziehung der paarigen Organe zueinander, indem sie oft miteinander in Kommunikation treten. Eine solche kann sowohl zwischen den beiden proximalen, als auch zwischen den distalen Schenkeln entstehen; das letztere ist das gewöhnlichste Verhalten.

Schließlich begegnen uns verschiedene Entwicklungsstufen in der Beziehung der Nephridien zu den Genitalorganen. Bei einem Teil der Muscheln münden die Genitalien in die Nephridien aus. Sie münden dabei entweder in den proximalen oder in den distalen Abschnitt der Niere, näher oder ferner von den Nephroprokten. Bei den meisten Lamellibranchien sind aber die Nephridien und die Genitalorgane voneinander ganz getrennt, auch betreffend die Mündungen. Diese liegen meist einander sehr nahe in der Grube des Sinus posterior (»Urogenitalkloake«).

Über die Funktion der Nephridien sind die verschiedensten Meinungen ausgesprochen worden. BOJANUS, einer ihrer ersten Beobachter, hat sie als Respirationsorgane betrachtet, von andern wurden sie als zwei die Schale absondernde Drüsen oder zu dem Gefäßsystem gehörend angesehen. Anatomische Beobachtungen und besonders chemische Analysen der Exkretionspartikeln haben endgültig festgestellt, daß das Organ eine Niere ist. Ihre Aufgabe besteht darin die in dem Blut befindlichen schädlichen Stoffe wegzuschaffen. Sie werden darum von dem Blut der Venenlacunen umspült, das exkretorische Epithel scheidet daraus die betreffenden Stoffe und setzt sie wieder als feste Körnchen nach innen ab. Von hier werden sie dann durch die Körperflüssigkeit abgespült, die von den Wimpern des Perikardialtrichters in Strömung aus dem Perikardium durch das ganze Nephridium hindurchgebracht wird, und mit dieser Flüssigkeit werden sie aus dem Nephroprokt entfernt.

Die Nephridien haben daneben in vielen Fällen die Aufgabe, als Ausführungsgänge der Genitalorgane zu dienen. Im Zusammenhang damit steht der Umstand, daß sie bei vielen Muscheln, z. B. *Pecten*, teilweise als Brutsack dienen.

I. Beschreibender Teil.

Ich will hier nicht nur die Morphologie der Bojanusschen Organe von verschiedenen Formen beschreiben, sondern auch die embryologischen Tatsachen berücksichtigen, soweit diese bekannt geworden sind oder aus meinen eignen Untersuchungen hervorgehen.

Protobranchia.

Innerhalb dieser Ordnung, wo mehrere anatomische Merkmale von ursprünglicher Natur bestehen, kann man erwarten, auch den einfachsten Typen der Nephridien zu begegnen. Die schon vorliegenden Untersuchungen bestätigen auch diese Vermutung. In den zwei Familien, die diese Ordnung bilden, sind die Nephridien in mehreren Hinsichten von primitivem Bau; doch repräsentieren sie wesentlich verschiedene Typen.

Fam. Solemyidae.

Bei der hierher gehörenden *Solemya togata* sind die Nephridien von Stempell (1899) genau beschrieben worden. Nach seiner Beschreibung bestehen sie aus zwei rückwärts gerichteten Säcken, die freilich dicht aneinander vor und über den Fußretraktoren liegen, aber keine gegenseitige Kommunikation haben. Jedes Nephridium besteht aus einem median gelegenen Proximalschenkel und einem weiten, diesen äußerlich bedeckenden distalen Sack. Die Wände der beiden Abteilungen zeigen noch keine Faltenbildungen; sie sind glatt, und die Zellen des distalen Sackes bilden ein exkretorisches Epithel, da sie kleine Konkrementklumpen enthalten. Die äußeren Säcke gehen mit einem kurzen Ureter nach außen, der mit niedrigem Epithel ausgekleidet ist. Die Nephroprokte liegen im vorderen Ende des Sackes und lateral von den Nephrostomen. Die Wimpertrichter sind sehr kurz und dadurch gekennzeichnet, daß die Geißelzellen fehlen und sie nur Cilienepithel tragen. Hinsichtlich der Genitalorgane ist der wichtige Umstand zu bemerken, daß der Ductus genitalis dicht hinter dem Nephrostom, also in den vorderen Teil des proximalen Schenkels, einmündet, ein Verhalten, das wir bei keiner andern Muschel in so ausgeprägter Weise finden werden.

Fam. Nuculidae.

Die Nuculiden sind in anatomischer Hinsicht vielfach studiert worden, und man hat jetzt eine gute Kenntnis von ihrer Organisation. Über die Nephridien haben jedoch die Angaben etwas gewechselt. Um über ihren Bau sichere Auskunft zu erhalten, habe ich einige Vertreter der Familie untersucht und zwar die folgenden Formen: *Nucula nucleus* und *N. nitida*, *Leda pernula*, *Yoldia hyperborea* und *Portlandia lucida*.

Mit Ausnahme der letztgenannten Gattung sind die übrigen schon vorher studiert worden; wenn man noch eine Art *Malletia* (*M. chilensis*) hinzufügt, so wird die Zahl der studierten Repräsentanten eine sehr vollständige.

Bei allen den genannten Formen habe ich im wesentlichen dieselben Organisationen gefunden (vgl. Fig. 1).

Was zunächst die Form und die Lage der Nephridien betrifft, so erstrecken sie sich von dem hinteren und unteren Teil des Perikardiums nach vorn jederseits des Magens. Jedes Nephridium stellt einen U-förmig geknickten Schlauch dar, dessen Umbiegungsstelle nach oben hin liegt. Wir finden also hier zwei Schenkel, einen median und einen lateral gelegenen, die vorn und oben ineinander übergehen.

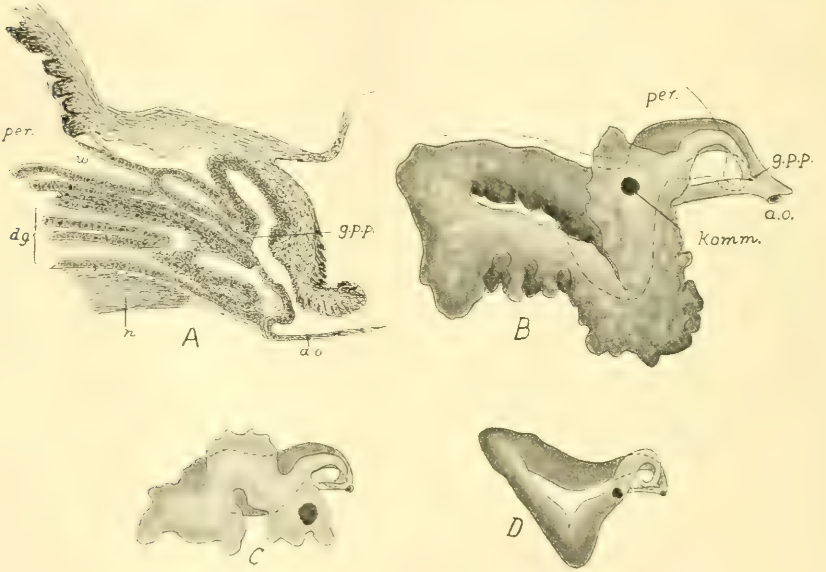


Fig. 1.

A. Transversalschnitt (horizontal) durch den Gonoperikardialporus von *Leda pernula*. *B.* Rechtes Nephridium von *Leda pernula*. *C.* Rechtes Nephridium von *Yoldia hyperborea*. *D.* Dasselbe von *Portlandia lucida*.

Nach hinten zu münden sie, der laterale in die Mantelhöhle aus, der mediane in das Perikardium.

Das Nephridium besteht also aus einem perikardialen oder proximalen und einem distalen Schenkel.

Mit Ausnahme von Pelseneer, welcher (1891) bei *Nucula nucleus* und *Leda pella* ein nach hinten gerichtetes Nephridium beschreibt, heben alle übrigen Forscher das Gegenteil hervor, und die antero-inferiore Lage des Nephridiums ist daher zur vollen Evidenz erwiesen.

Über die Lage der Mündungen zueinander finden sich in der Literatur auch etwas abweichende Angaben. Drew (1899) bildet das

Nephridium von *Yoldia limatula* schematisch ab und läßt den perikardialen Schenkel dicht an seiner Mündung über den distalen passieren. Stempell (1898) läßt ihn aber bei *Leda* unterhalb des Endabschnittes des Distalschenkels sich herabbiegen, um zunächst mit dem Perikardium in Verbindung zu treten. Die gleiche Lage gibt Burne (1903) für *Nucula nucleus* an.

Ich habe bei sämtlichen Formen die von Stempell beobachtete Lage der Endabschnitte wiedergefunden. Die Perikardialschenkel treten aus den lateral gelegenen Hörnern des Herzbeutels heraus, bilden zuerst einen kurzen Wimpertrichter, steigen dann bogenförmig nach oben und innen, bis sie in der Medianebene des Körpers aneinander stoßen. Sie werden hier in Loben zerteilt und treten in enge Kommunikation zueinander. Nach unten zu erweitert sich ihr Lumen, und die Lobierung wird hier stärker. Die Kommunikation ist zuerst von Stempell bei *Leda* und *Malletia* nachgewiesen worden, und Burne beschreibt sie bei *Nucula* als eine offene. Drew erwähnt bei *Yoldia* nichts darüber; ich habe aber auch hier die Kommunikation der Perikardialschenkel angetroffen. Pelseneer (1891) hat keine Kommunikation bei *Nucula* gefunden; dagegen ist nach ihm (1898) eine solche bei *Yoldia hyperborea* und *Leda pella* vorhanden.

Was den Endabschnitt des distalen Schenkels betrifft, so zeigt dieser keine Lobierung. Er verläuft dicht außerhalb des Perikardialarmes und öffnet sich fast in derselben Vertikalebene als dieser nach außen. Zuerst nimmt er aber den Ausführungsgang der Genitalorgane auf, und mit einer kurzen Urogenitalkloake münden beide Organe ektaxial (über dem Cerebrovisceralkonnektiv) in die Mantelhöhle aus.

Gerade in dem Winkel, den der Ductus genitalis und der Distalgang der Niere miteinander bilden, liegt der Wimpertrichter eingeschaltet. Sein Lumen ist durch eine enge Perforation der Wand (oder einen kurzen Kanal) mit demjenigen der Urogenitalkloake verbunden (Gonoperikardialporus von Burne und -gang von Stempell).

Pelseneer (1898) ist der einzige Vertreter der Ansicht, daß bei den Nuculiden der Genitalgang in den Perikardialabschnitt der Niere münde. Diese Ansicht hat sich indessen durch die neueren Forschungen als irrtümlich erwiesen, und alle Autoren sind jetzt darin einig, daß die Genitalien in den Endabschnitt des distalen Schenkels münden.

Die Verbindung zwischen dem Wimpertrichter und der Urogenitalkloake ist zuerst von Stempell nachgewiesen; er beschreibt sie als einen kurzen und engen Kanal, den er »Gonoperikardialgang« nennt. Ich habe bei *Leda pernula* diesen Gang nicht angetroffen; dagegen existiert hier das Homologon in Form der oben beschriebenen Perforation. Eine solche hat auch Burne bei *Nucula nucleus* angetroffen. Drew hat bei *Yoldia* keine Andeutung des Gonoperikardialganges beobachtet, und ich habe die Perforation hier nicht mit Sicherheit konstatieren können. Sonst scheint dieser Gonoperikardialgang großen Schwankungen unterworfen zu sein, denn bei *Malletia chilensis* soll er nach Stempell durch eine strangförmige, kein Lumen führende Verbindung gebildet werden.

Der Gonoperikardialgang wird von Stempell als ein letzter Rest einer ursprünglich direkten Verbindung zwischen den Genitalgängen und dem Perikardium gedeutet, wie sie bei den Solenogastriden vorkommt. Es liegt aber näher anzunehmen, daß man in ihm einen Rest der bei *Solemya* vorhandenen Beziehung zu dem Genitalgang zu sehen hat. [*Solemya* wurde von Stempell später untersucht.] Wie bei dieser Form mündet nämlich der Gonoperikardialgang in den proximalen Teil des Nephridiums, nicht in das Perikardium.

Die nahe Beziehung zwischen den Nephridien und den Genitalorganen ist eine für die Protobranchien charakteristische Eigenschaft. Dazu kommt noch die Lage der Nieren unter und vor dem Herzbeutel. Diese beiden Eigenschaften teilen sie aber mit andern Muscheln. Zu bemerken ist auch, daß das Nephridium einen schlauchförmigen Habitus besitzt und daß es überall mit exkretorischem Epithel bekleidet ist.

Die Wände des Nephridiums sind freilich häufig stark lobiert, sonst aber ziemlich glatt, indem sie keine oder nur sehr schwache Falten bilden. Das Epithel ist einschichtig. An frischem Material, das nur eine kürzere Zeit in Alkohol verwahrt gewesen ist, enthalten die Zellen große rundliche hellgelbe Konkretionen. Nur gegen die Endabschnitte der Nierenschenkel hin schwindet das exkretorische Epithel, und der Wimpertrichter und die Urogenitalkloake werden von Cilienepithel ausgekleidet. Geißeln sind nirgendwo vorhanden.

Hinsichtlich der Form und Lage der Nephridien ist noch hinzuzufügen, daß, obgleich die Gattungen im wesentlichen miteinander übereinstimmen, doch einige Modifikationen von Gewicht vorkommen.

Bei *Leda* ist das Nephridium am deutlichsten schlauchförmig und in der Längsrichtung des Körpers gestreckt. Bei *Yoldia* sind die Gänge weiter und das ganze Organ darum sehr verkürzt und konzentriert, es behält aber noch eine nach vorn gerichtete Längsausdehnung. Auch *Nucula* zeigt die starke Verkürzung und dazu eine Drehung oder Rückwärtspressung des Organes, so daß es sich in der Querrichtung des Körpers ausbreitet.

Dieser Form- und Lagewechsel scheint mit einer Erweiterung der Leber und der Genitaldrüsen in Zusammenhang zu stehen. Bei *Leda* und *Portlandia* liegen die Nephridien dicht an der äußeren Wand des Magens. Bei *Yoldia* schiebt sich die Leber, die bei den ersten vorn an den Seiten des Magens eine ursprünglichere Lage behält, nach hinten zu und dringt zwischen den Magen und das Nephridium hinein, ohne jedoch jenen ganz zu umschließen. Hinten in der Medianebene werden die Nephridien durch die Genitaldrüsen vom Magen getrennt. Bei *Nucula* umwächst die Leber den Magen völlig und grenzt ihn ganz von den Nieren ab.

Auch die Umbonen scheinen an diesen Verschiebungen teilzunehmen. Daß diese eine wichtige phylogenetische Erscheinung sind, werden wir weiter unten finden.

Obgleich DREW (1899) die Entwicklung der Protobranchien in sehr interessanter Weise beschrieben hat, gibt er nichts über die Entstehung der Nephridien an. Darüber besitzen wir noch keine Kenntnis.

Filibranchia.

Diese Ordnung umfaßt Muscheln mit einfachem Kiemenbau, indem die einzelnen Filamente voneinander frei, höchstens durch Cilien verbunden sind. Sie besteht aus den vier Familien Anomiidae, Arcidae, Trigoniidae und Mytilidae.

Während die Kiemen hier gleichmäßig einfach gebaut sind, finden wir bei dem Nephridium verschiedene Typen, die sehr voneinander abweichen, obgleich sie im allgemeinen primitive Charakterzüge bewahren.

Fam. Anomiidae.

Die Nephridien von *Anomia* sind zuerst von LACAZE-DUTHIERS (1854), dann von PELSENEER (1891) beschrieben, nachher aber von SASSI (1903) genauer untersucht worden, wodurch die Angaben PELSENEERS in wesentlichen Punkten teilweise berichtigt worden sind. Die Nephridien sind ihrer Form und Lage nach asymmetrisch; das linke ist das größte und zu einem geschlossenen Ring umgebildet. Das rechte ist weniger metamorphosiert, aber auch bei diesem ist die Form verändert; durch den eigentümlichen Wuchs von *Anomia* werden die beiden Schenkel des Nephridiums verschoben, so daß sie rechtwinklig zueinander gestellt werden. Die Organe haben eine gegenseitige Kommunikation, ein Verhalten, das von PELSENEER unrichtig gedeutet wurde, indem er die Kommunikation leugnet. Sehr wichtig ist, daß diese vor und unter dem Herzen gelegen ist. Gleichfalls ist ein eigentümlich verästelter, von

Pelseneer übersehener Nephrostomapparat vorhanden, der von einem rudimentären Perikardium ausgeht, das aus seiner normalen Lage nach vorn verschoben worden ist. Die Verästelung ist bei jungen Exemplaren weniger ausgebildet. Nach Sassi münden die Genitalgänge nahe an den Wimpertrichtern in die Nephridien, was an *Solemya togata* erinnert. Die Nephroprokte liegen in den hinteren Abschnitten der Nephridien, die sich unter dem Adductor posterior befinden. Die Wände der Niere sind eben; das exkretorische Epithel ist einschichtig, von blasenförmigen Zellen zusammengesetzt; nur an einzelnen Partien stehen zarte Geißeln. In dem Nephrostomapparat treten wimpertragende Zellen auf.

Fam. Arcidae.

Repräsentanten des Genus *Arca* sind vorher sowohl von Lacaze-Duthiers (1855) als von Pelseneer (1891) untersucht worden, und der erste Forscher hat auch Angaben über die Nephridien geliefert. Die hier mitgeteilte Untersuchung, die sich auf *Arca glacialis* aus Spitzbergen bezieht, ergänzt diejenige von Lacaze-Duthiers, welcher nur makroskopische Charaktere berücksichtigt hat.

Die Nephridien erstrecken sich longitudinal zwischen dem Perikardium und dem hinteren Schließmuskel, unter den ihre hintersten Partien sich einschieben (Fig. 2). Sie bestehen aus einem ziemlich kurzen median-ventral gelegenen Proximalschenkel, welcher mit einem langen, schmalen Wimpertrichter beginnt, der von der hinteren und unteren Ecke des Perikardiums ausgeht. Der Proximalschenkel wird auf allen Seiten, die ventrale ausgenommen, von dem distalen Teile, einem weiten Sack, umschlossen, in dessen hinteres Ende der erste Schenkel mündet. Die äußeren Säcke sind langgestreckt, an der äußeren Wand gefaltet und lobiert, sonst aber sind ihre Wände glatt und eben. Obgleich sie in der medianen Ebene dicht aneinander gedrängt liegen, bleiben sie voneinander völlig getrennt, also ohne Kommunikation. Vorn münden sie an den Seiten des Fußes durch ein Paar weiter Papillen, die auch die Ausführungsgänge der Genitalorgane aufnehmen. Ein Zusammenhang zwischen den Nephridien und den Genitalorganen existiert also, obgleich er von wenig intimer Natur ist. Lacaze-Duthiers hat ihn zuerst beschrieben, doch etwas irreführend, indem er sagt (l. c. 1855 S. 279): »Dans l'Arche, l'organe de la génération s'ouvre bien près de l'orifice externe, dans l'intérieur du canal excréteur de l'organe de Bojanus.« Thiele (1902) beschreibt den Zusammenhang unrichtig.

Das Epithel der äußeren Säcke ist exkretorisch und besteht aus niedrigen, becherförmigen Zellen mit hellen Konkretionen; hier und da sind die Zellen in papillenähnlichen Gruppen angeordnet.

Die Fußretraktoren verlaufen hinter und zwischen den Nephridien, die nur ein Paar schwacher Loben nach rückwärts zwischen den Retraktoren aussenden und also zum größten Teil außerhalb oder lateral von diesen liegen.

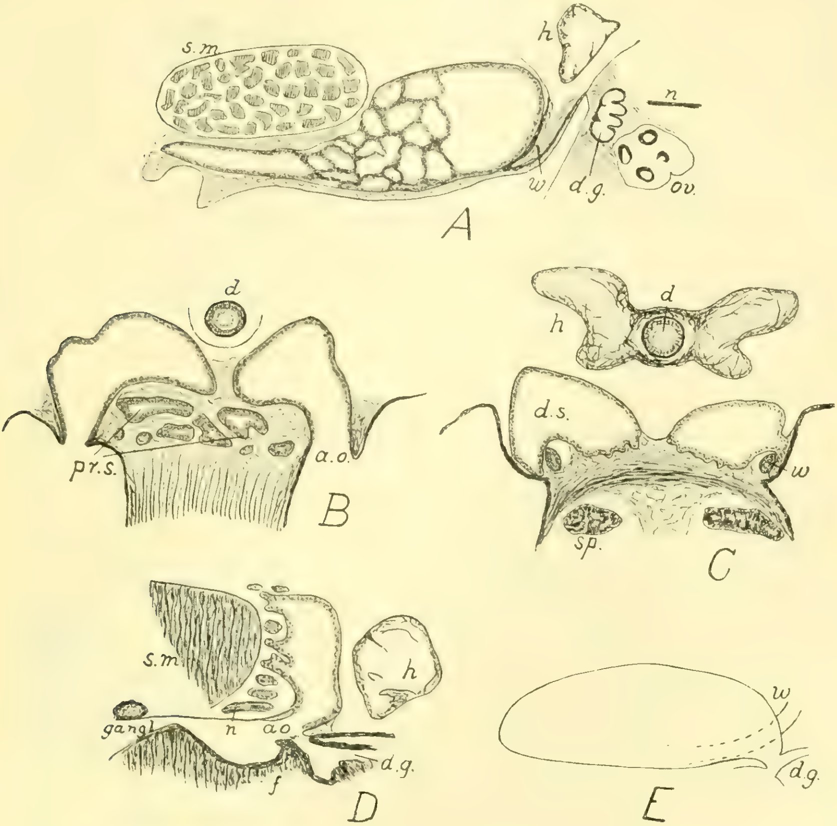


Fig. 2.

Arca glacialis. *A.* Sagittalschnitt durch den Wimpertrichter. *B.* Querschnitt (frontal) durch die äußeren Öffnungen der Nephridien. *C.* Querschnitt (frontal) durch das Nephrostom. *D.* Sagittalschnitt durch die äußere Öffnung des Nephridiums und des Genitalganges. *E.* Schematische Darstellung des äußeren Habitus des rechten Nephridiums.

Von dem anatomischen Bau der vorhandenen Art will ich hier noch vorübergehend bemerken, daß das Herz von dem Darm durchbohrt wird. Pelseneer (1891) gibt bei *A. barbata* an, daß der Darm ventral von der Kammer liegt.

Pelseneer (1903) sagt von dem Nephridium der nahestehenden *Adacnarca nitens*: »Les reins sont de simples sacs peu ramifiés et à parois non plissées; ils ne communiquent pas entre eux en arrière et ne sont plus constitués de deux branches: antéro-postérieure et postéro-antérieure, comme chez la généralité des Lamellibranches. Chacun possède un long conduit réno-péricardique, longeant la face interne du rein et s'y ouvrant ventralement, à la partie tout à fait antérieure. L'orifice rénal est distinct du génital, quoique voisin, ce qui diffère des Arca.«

Bei der den Arciden nach Pelseneer nahestehenden *Philobrya sublaevis* beschreibt derselbe Autor (1903) einen kurzen, nach unten gerichteten Perikardialschenkel, der sich in das vordere Ende des Nephridiumsackes nahe dem Nephroprokte öffnet.

Bei *Pectunculus* habe ich ein mehr trianguläres Nephridium gefunden, das an *Trigonia* erinnert und ganz außerhalb der Fußretraktoren liegt. Keine Kommunikation ist vorhanden.

Fam. Trigoniidae.

Diese Familie steht in mehreren Hinsichten der Familie Arcidae nahe und wird von Pelseneer mit dieser zusammen zu der Subordo Arcacea vereint. Die Familie umfaßt nur die größtenteils fossile Gattung *Trigonia* mit nur drei oder vier lebenden Arten aus dem Südost-Australien. Die wichtigsten anatomischen Charaktere sind von Pelseneer (1891) bekannt gemacht, welcher auch kürzlich die Lage und Form der Nephridien angegeben hat. Detaillierte Beschreibungen von diesen liegen aber nicht vor, da sie bis jetzt nicht auf Schnitten untersucht worden sind. Das Material der unten gegebenen Beschreibung besteht aus einigen Exemplaren von *Trigonia pectinata* Lam., von der Eugenie-Expedition im Jahre 1852 bei Sidney eingesammelt. Obgleich die Konservierung nicht die beste war, hat sie doch auf Schnitten eine befriedigende Untersuchung über den anatomischen und gröberen histologischen Bau gestattet.

Die Nephridien liegen hinter dem Perikardium, zwischen diesem und dem hinteren Schließmuskel und ganz außerhalb der Fußretraktoren (Fig. 3). Nahe an der nach unten gerichteten Spitze des Perikardiums tritt der Wimpertrichter heraus (nicht aber von dem Fundus des Herzbeutels!). Er ist mit starken Geißeln ausgekleidet, erweitert sich etwas nach hinten und erhält gefaltete Wände, die bewimpert sind. Der proximale Schenkel streckt sich rückwärts und nach unten und mündet schließlich in den distalen hinein. Dieser ist sackförmig und umschließt allseitig (nicht aber ventral) den proximalen und zerfällt dadurch in zwei Abteilungen, eine laterale und eine mediane. Sie sind beide mit exkretorischem Epithel bekleidet, das große Konkremente enthält. Die laterale Abteilung, wo diese am reichlichsten sich vorfinden, sendet starke Loben von der lateralen Wand aus. Die median gelegenen Abteilungen haben fast ebene Wände, und die Konkretionen sind hier kleiner und auch spärlicher vorhanden. Die gegenseitigen medianen Abteilungen stoßen in der Medianebene auf einer kleinen Strecke innerhalb der Wimpertrichter aneinander; sie bleiben aber geschlossen, ohne zu kommunizieren. Die äußeren Nephridialöffnungen befinden

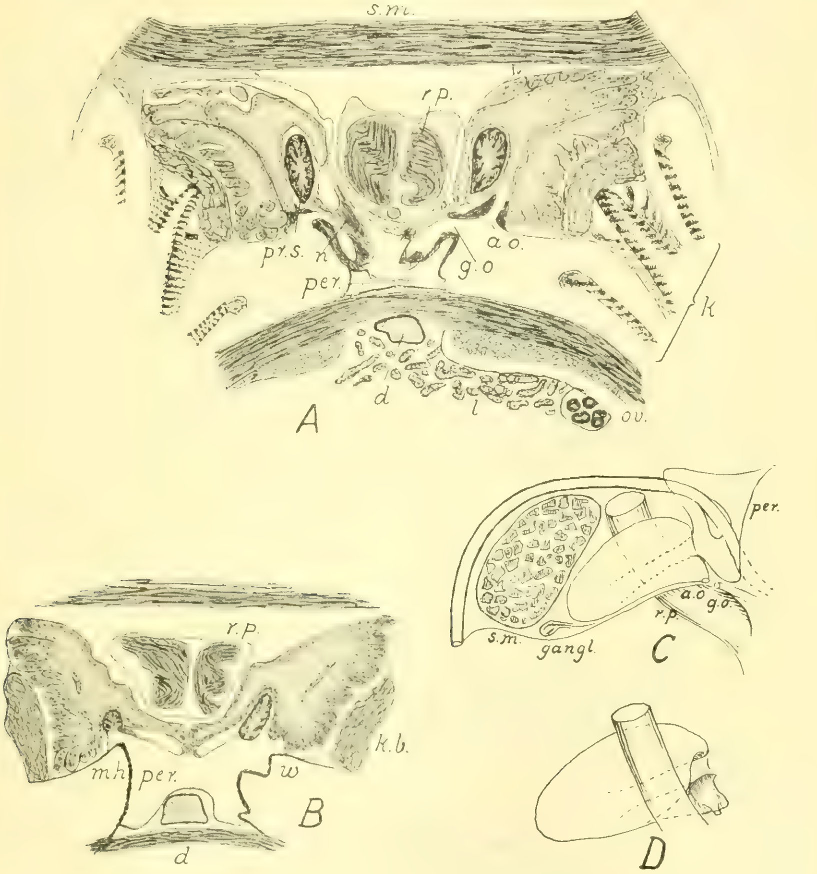


Fig. 3.

Trigonia pectinata. A. Transversalschnitt (horizontal) durch die äußeren Öffnungen der Nephridien und der Genitalorgane. *B.* Dass. durch den Wimpertrichter (rechts) und das Nephrostom (links). *C.* Schematische Darstellung der Lage des rechten Nephridiums. *D.* Äußerer Habitus des linken Nephridiums.

sich außerhalb von den Nephrostomen und münden ventral von diesen auf einer eingestülpten Papille, dicht hinter den Genitalöffnungen. Nephridien und Genitalgänge sind also voneinander gesondert und haben kaum noch die äußeren Mündungen gemeinsam.

Fam. Mytilidae.

Von dieser Familie habe ich folgende Gattungen untersucht: *Mytilus, Modiola, Modiolaria, Dacrydium* und *Lithodomus.*

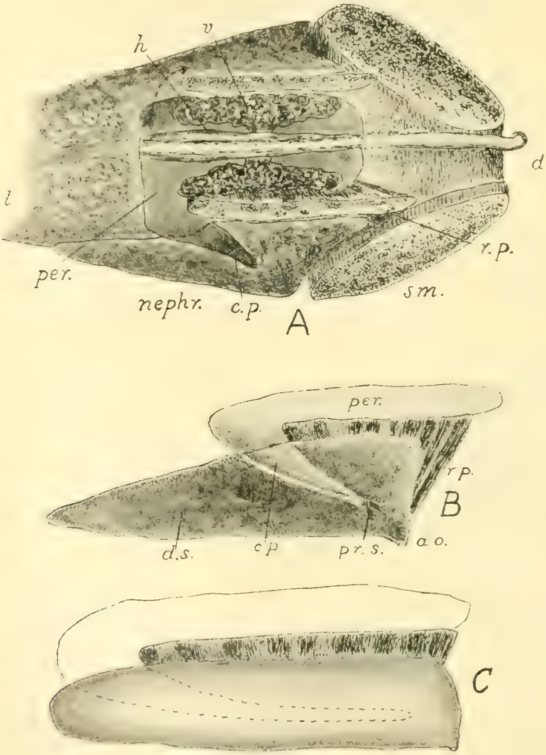


Fig. 4.

Mytilus. *A.* Die Lageverhältnisse des Nephridiums, Dorsalansicht, *M. edulis.* *B.* Das linke Nephridium von außen; äußere Wand entfernt, *M. edulis.* *C.* Äußerer Habitus des Nephridiums von *M. californianus* Conrad.

Bei diesen bestehen nur wenige Verschiedenheiten betreffend die Form und Ausdehnung der Nephridien. Alle haben das gemein, daß die Nephridien ganz außerhalb der Fußretraktoren liegen, also voneinander weit getrennt sind, so daß sie nicht median aneinander stoßen, noch miteinander kommunizieren können. Sie strecken sich von dem hinteren Schließmuskel nach vorn, an den Seiten des Herzbeutels hin und auch weiter vor diesen hinaus. Nur bei *Modiolaria* ist diese Verlängerung nach vorn weniger stark entwickelt.

Bei *Mytilus* (Fig. 4) bildet das Perikardium lateral an den Fußretraktoren einen nach hinten verlaufenden Trichter, der von SABATIER (1877) als »couloir péricardique« beschrieben wurde. In der hinteren Spitze davon liegt das Nephrostom. Von diesem aus führt ein sehr kurzer Wimpertrichter, der einzige Vertreter des proximalen Schenkels, nach rückwärts, öffnet sich aber sehr früh in das Innere des Nephridiums an der median gerichteten Seite desselben. Der Hauptteil des Nephridiums ist ein weiter, länglicher Sack, der mit einem engen und kurzen Endabschnitt (Ureter) sich nach außen öffnet und zwar auf demselben Querschnitt, wo die Nephrostome liegen, oder ein wenig weiter hinten. Der Nephroprokt liegt auf einer Papille, welche auch die Genitalgänge aufnimmt, die aber von den Nephrostomen getrennt sich öffnen. Diese Papille findet man dicht an dem kanalförmig nach oben gerichteten Abschnitt der Mantelhöhle wieder, wo sich dieser zwischen dem Fuße und den Retraktoren vor dem Schließmuskel einschiebt. Die Wände des Nephridiums, die durch das ganze Organ hindurch ziemlich eben sind und nur in dem hinteren Ende schwache Loben bilden, werden von einschichtigem exkretorischen Epithel ausgekleidet, das nur hier und da in kleinen einfachen Falten, die an Querschnitten papillenähnlich sind, sich emporhebt. Ein größerer Lobus liegt ober- und innerhalb des Wimpertrichters.

Ebenso wie bei *Mytilus* gestalten sich die Verhältnisse bei *Modiola*, *Lithodomus* und *Dacrydium*. Bei den ersten finden wir einen »couloir péricardique«, und das Nephridium streckt sich weit nach vorn. Bei *Dacrydium* vermißt man den Couloir, es hat aber gleichfalls ein nach vorn stark verlängertes Nephridium. Bei *Mytilus californianus*, der einen mehr gestreckten Körper als *M. edulis* hat, ist das Perikardium ebenfalls mit einem längeren »couloir« versehen.

Auch bei *Modiolaria nigra* (Fig. 5) fehlt der »couloir péricardique« — nur eine Andeutung dazu ist vorhanden —, und das Nephridium streckt sich sowohl vor als hinter dem Perikardium und entspringt aus dessen vorderer lateraler Ecke. Der Wimpertrichter ist länger als bei *Mytilus*, aber auch hier bildet er einen engen Kanal mit gut entwickelten Cilien. Er öffnet sich direkt an der inneren Seite in den sackförmigen Außenschenkel. In dem unteren und hinteren Teil des Sackes ist die Wand lobiert, und das Epithel besteht aus blasenförmigen Zellen mit basalen Kernen. Das Epithel ist auch in dem oberen Teil des Sackes von derselben Beschaffenheit, hier aber ist die Lobierung schwächer. Die äußeren Mündungen liegen nahe an dem hinteren Ende des Sackes, wo eine Papille sowohl die Genitalöffnung als den Nephroprokt voneinander getrennt aufnimmt. Innerhalb dieser Papille ist das Epithel ciliiert, so daß also ein kurzer Ureter vorhanden ist. Zu bemerken ist aber, daß dieser nur eine sehr kurze Strecke und nur innerhalb der Papille verläuft.

Die embryologische Entwicklung des Bojanusschen Organes von *Mytilus* ist von Ahting (1900 und 1901) beschrieben worden. Er beginnt seine Untersuchungen an Jungen von 1,4 mm Länge und findet hier ein sackförmiges Organ von drüsiger Beschaffenheit. Eine von ihm vermutete Asymmetrie der beiderseitigen Nephridien läßt sich leicht auf schiefe Schnittrichtung zurückführen! Über die Lage der Nephridien zu dem Perikardium sagt der Autor leider nichts. »Im vordersten Teile des Bojanusschen Organs steht dasselbe im engsten Zusammenhange mit dem Epithel der Mantelhöhle . . . Der Zusammenhang mit dem Mantelepithel tritt auf diesem Stadium deutlich hervor und an dieser Stelle der engsten Berührung scheint die spätere Ausmündung in die Mantelhöhle gebildet zu werden.« Das ist aber ganz irrtümlich, denn diese Ausmündung liegt in dem hinteren Ende des Nephridiums. Sie ist von Ahting in diesem Stadium gar nicht gesehen worden; vielleicht hat er aber die Schnittserie nicht genügend studiert. Auch die Nierenspritze soll noch nicht angelegt sein. Die beiden Nephridialöffnungen konnte er erst bei 5 mm langen *Mytili* nachweisen. Doch hat er hier unglücklicherweise die äußere Mündung

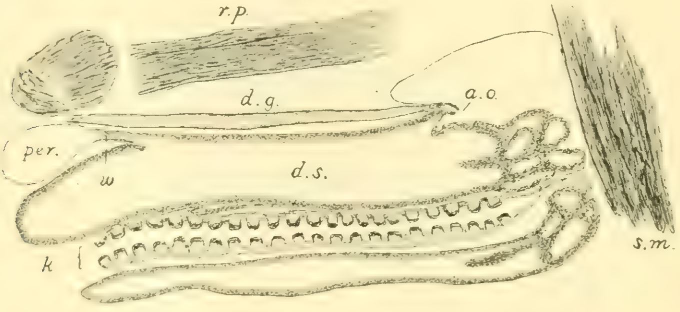


Fig. 5.

Modiolaria nigra. Ideeller Transversalschnitt (schief horizontal) von mehreren horizontalen zusammengesetzt, um gleichzeitig den Wimpertrichter und die äußere Öffnung des linken Nephridiums zu zeigen. Das Nephridium erweitert sich beiderseits der Kieme etwas nach unten hinab.

des Nephridiums mit dem langen Genitalgang verwechselt, da nämlich, wie ich eben hervorgehoben habe, der Ureter in der Tat sehr kurz ist; auch erwähnt er nicht eine innere Öffnung des von ihm vermuteten Ureters.

Die Nierenspritze und übrigens das ganze Nephridium hat bei diesem Exemplar von 5 mm Länge schon die permanente Ausbildung erhalten. Schon bei 4 mm ist der »couloir péricardique« ausgebildet und da von hier die Nierenspritzen ausgehen, was von Ahting richtig beobachtet ist (l. c. 1901 S. 195), und da schließlich diese in demselben Schnitt als die äußeren Mündungen liegen (Ahting, l. c. S. 187), ist es schwer zu verstehen, wie dieser Forscher die Entstehung der äußeren Mündungen nach dem vorderen Ende des Organes verlegen kann.

Nach Ahting bildet sich die Nierenspritze von dem Perikardium heraus. Seine Untersuchungen sind jedoch so oberflächlich (in histologischer Hinsicht aber sehr eingehend), daß sie uns keine Anhaltspunkte für die Beurteilung der Entwicklung des *Mytilus*-Nephridiums (und noch weniger der Lamellibranchien-Nephridien!) geben. Nur das scheint daraus hervorzugehen, daß das Organ sich sackförmig anlegt, also nicht zu dem schlauchförmigen Typus zurückzuführen ist. Mit Sicherheit können wir indes nichts darüber sagen. Ich selbst habe diese Frage nicht in diesem Zusammenhang studiert.

Pseudolamellibranchia.

Die Kiemen zeigen hier ein mehr avanciertes Entwicklungsstadium als bei den vorhergehenden, daneben aber eine besondere Spezialisierung, indem gewisse Filamente durch interlamellare vaskularisierte Brücken verbunden sind; zwischen diesen Brückenfilamenten bilden die Lamellen hervorspringende Falten.

Auch der Bau der Nephridien ist in besonderer Richtung spezialisiert worden; sie zeigen wesentliche Verschiedenheiten gegenüber den Arciden und Trigoniiden, dagegen schließen sie sich sehr nahe den Mytiliden an.

Es sind Repräsentanten aus den folgenden Familien untersucht worden: Pectinidae, Limidae, Aviculidae und Ostreidae.

Fam. Pectinidae.

Die Nephridien von *Pecten* sind ein Paar Säcke, die vor dem Schließmuskel liegen und unten in die Mantelhöhle zwischen der Kiemenbasis und dem Fuß sich hineinschieben. Wenn man sie äußerlich untersucht, findet man ihre Hauptpartie beiderseits unter dem Schließmuskel befestigt, und hier münden sie nach außen, indem ihr hinteres Ende mit einer porenförmigen Längsöffnung versehen ist.

Wenn man eine kleine *Pecten*-Art, z. B. *P. abyssorum*, auf die sich die unten gegebene Beschreibung bezieht, auf Schnitten untersucht, so ergeben sich die folgenden Bau- und Lageverhältnisse der Bojanusschen Organe (Fig. 6).

Das rechte Nephridium ist oben stark erweitert und breitet sich nach der linken Seite hinüber aus. Es erstreckt sich etwas über den Darm, also höher als dieser, und liegt mit diesem oberen Teil vor dem Perikardium. Unter dem Darm tritt es mit dem linken in eine weite Kommunikation, die sich eine gute Strecke nach unten fortsetzt. Diese Kommunikation ist schon von Lacaze-Duthiers (1855) bei *Pecten jacobaeus* konstatiert (S. 275): »Les deux organes semblent se continuer l'un avec l'autre par une portion membraneuse sous-péricardique.«

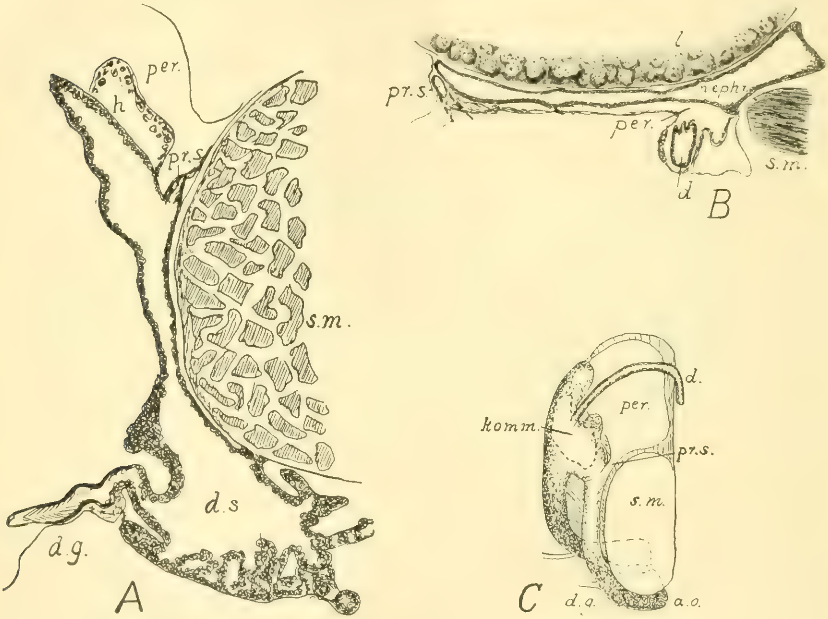


Fig. 6.

Pecten abyssorum. *A.* Sagittalschnitt durch den proximalen Teil, nahe an dem Nephrostom, und durch den Ductus genitalis. *B.* Transversalschnitt (horizontal) durch den Proximalschenkel des linken Nephridiums, und durch die Kommunikation der beiden Nephridien. *C.* Schematische Darstellung der Lage und des äußeren Habitus der Nephridien.

Die beiden Nephridien sind in der Längsrichtung der Muschel stark abgeplattet, dafür aber um so mehr in der Breite und Höhe ausgedehnt.

Ihre oberen Teile sind glattwandig, in dem unteren sackförmig erweiterten Teile aber werden sie stark lobiert; die Zellen werden hier größer, von gewöhnlicher blasenförmiger Gestalt und mit Konkretionen versehen.

Auch das Perikardium ist in seitlicher Richtung stark ausgebreitet. Seine lateralen Ecken bilden dicht außerhalb der Vorkammer einen kurzen Trichter nach unten, also einen schwachen »couloir péricardique«, und an der Spitze desselben liegt das Nephrostom. Dieses führt in einen kurzen proximalen Schenkel hinein, der das gewöhnliche Wimperepithel nicht enthält, sondern nur mit schwachen Cilien ausgekleidet ist. Der sehr kurze Proximalschenkel öffnet sich nach unten etwas oberhalb der Kommunikation in den weiten distalen Schenkel oder den Außensack. In den unteren Teil desselben, wo er sich an der unteren Seite des Schließmuskels erweitert, münden die Genitalgänge. Daß die Genitalia bei *Pecten* in die Nephridien einmünden, ist schon von GARNER (1841) nachgewiesen. Auch LACAZE-DUTHIERS macht dieselbe Beobachtung, und KELLOG (1892) hat hier Eier auf verschiedenen Entwicklungsstufen gefunden, wodurch also gezeigt worden ist, daß dieser Teil des Nephridiums als Brutsack dient. Der Nephroprokt bildet, wie schon erwähnt, eine Ritze in dem hinteren Ende.

Fam. Limidae.

Lima, die in mehreren Hinsichten von *Pecten* abweicht, unterscheidet sich von dieser auch in dem Bau der Nephridien. Bei der hier untersuchten *Lima Loscombi* liegen sie vor dem Schließmuskel platt gedrückt, sind also der Form nach denjenigen von *Pecten* ähnlich. Auch die weite Kommunikation ist eine für beide Gattungen gemeinsame Eigentümlichkeit. Damit ist aber die Ähnlichkeit zu Ende.

Von den lateralen Ecken des Perikardiums, die bei *Lima* einen sehr kurzen »couloir péricardique« bilden, entspringen die langen Wimpertrichter, die in ihrem ganzen Verlauf bewimpert sind. Diese strecken sich an den lateralen Seiten des Nephridiums nach unten und münden in die distalen Teile desselben ein, da wo die Kommunikation zwischen diesen nach unten aufhört. Die »Außensäcke« liegen somit innerhalb der Perikardialteile (vgl. Fig. 7).

Von großem Interesse ist der Umstand, daß die Perikardialschenkel vor ihrem Einmünden in den distalen Schenkel die Ausführungsgänge der Genitalorgane aufnehmen. Daß diese in die Nephridien münden, wissen wir schon von *Pecten*, daß sie aber zu dem Perikardialteil in Beziehung stehen, ist nur bei *Solemya* und *Anomia* bekannt. Daß dieses primitive Verhalten bei *Lima* auf dem Wege ist aufzuhören, wird daraus ersichtlich, daß die Verbindung dicht an die Einmündung des Perikardialteiles in den distalen Schenkel sich befindet (Fig. 7 *B*).

In einem andern Charakter finden wir bei *Lima* Abweichungen von *Pecten* und zwar betreffend den Endabschnitt des distalen Schenkels. Während dieser bei *Pecten* sackförmig erweitert ist und sich direkt nach außen öffnet, sendet bei *Lima* der distale Sack von seinem lateralen Basalabschnitt einen langen Kanal aus, der sich über und hinter dem Perikardialschenkel streckt, und von dem sich ein langer Ureter abschnürt, der nach der Medianebene hin verläuft. Dieser mündet auf einer median gerichteten Papille (vgl. Fig. 7 *A* u. *C*)

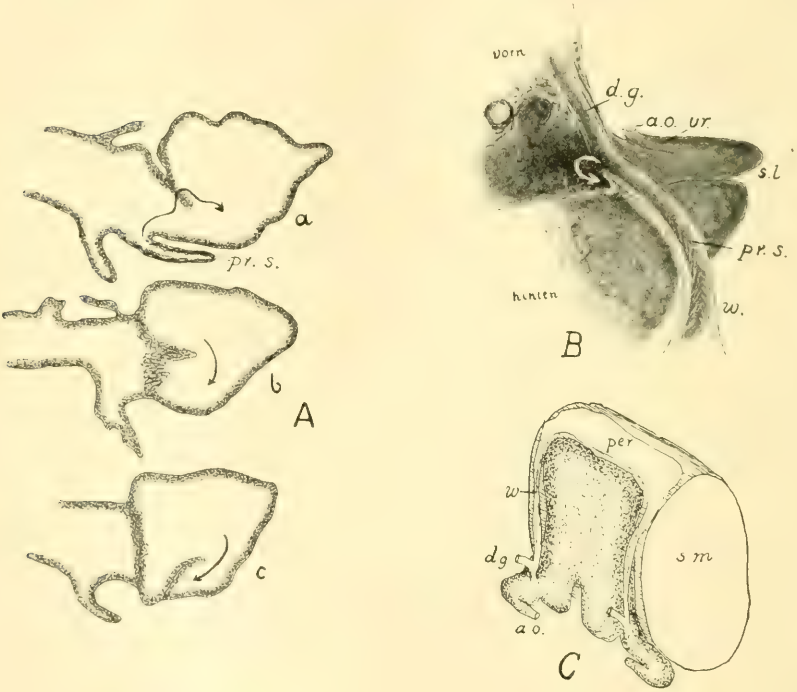


Fig. 7.

Lima Loscombi. *A*. Drei Transversalschnitte (horizontal) durch den unteren Teil des linken Nephridiums, um die allmähliche Abschnürung des Endabschnittes zu zeigen; *a*, der Proximalschenkel mündet in den distalen hinein, und die Seitenlobe beginnt sich abzuschnüren; *b* (etwas mehr unten), die Abschnürung ist durchgeführt; *c* (etwas mehr unten), der Ureter beginnt sich abzuschnüren. *B*. Unterer Teil des Nephridiums, die Beziehungen der Schenkel zueinander und zu den Genitalorganen (von oben). *C*. Schematische Darstellung der Lage und des äußeren Habitus der Nephridien.

Die Wände des distalen Schenkels sind wie bei *Pecten* in dem obersten Teil eben, nur nach vorn, wo sie an die Divertikel der Leber und der Genitaldrüsen stoßen, entsenden sie eine Menge kurzer Loben. Das Epithel besteht überall, auch in dem gemeinsamen oberen Teil der Nephridien, aus blasenförmigen exkretorischen Zellen.

Bei *Lima* hat also das Nephridium eine antero-inferiore Lage, und zwar ist hier dieses Verhalten deutlicher als bei *Pecten*, weil das Perikardium sich weiter nach unten ausdehnt.

Die Herleitung dieses wichtigen Typus wird in der vergleichenden Abteilung dieser Arbeit besprochen.

Fam. Aviculidae.

Über *Meleagrina* hat Grobben (1901) eine gute Untersuchung publiziert. Dieselben Befunde, die er bei dieser Form gemacht hat, habe ich auch durch Dissektion von *Avicula*-Arten und durch Schneiden von *Meleagrina margaritifera* feststellen können (Fig. 8).

Das Nephridium ist ein einheitlicher Sack von dreieckiger Gestalt. Es liegt ventral von dem Perikardium, dicht vor und außerhalb der Fußretraktoren und streckt sich von dort oralwärts aus, mit seinem vorderen Ende in den Kiementräger hineindringend. Aus den vorderen Seitenteilen des Perikardiums ziehen die kurzen Wimpertrichter aus, die sich fast unmittelbar in das Innere der Niere öffnen. Etwas weiter nach vorn, doch nicht in dem vordersten Ende des Organes, sondern etwa in dessen Mitte, findet man auf einer Papille die spaltförmige äußere Öffnung, die wie bei den Pectiniden beschaffen ist. Dieselbe Papille nimmt auch die Genitalgänge auf, die hier nur die Mündung mit dem Nephridium gemeinsam haben.

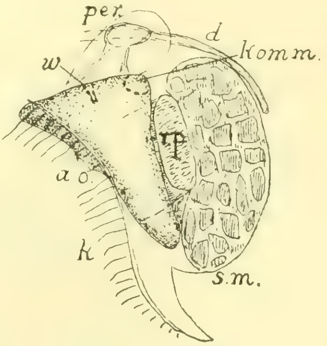


Fig. 8.
Meleagrina margaritifera, linkes Nephridium.

Der histologische Bau der Säcke stimmt mit dem bei den Pectiniden vorhandenen überein, indem die Wände reichliche Divertikel besonders an dem Perikardium und an der ventralen Seite bilden. Konkremente wurden von Grobben nicht beobachtet, und auch ich habe keine solche gefunden. An gewissen Stellen fand ich das Epithel dicht und fein gefaltet (vgl. *Ostrea*).

Unter dem hinteren Ende des Perikardiums strecken sich die Nephridien oberhalb der Fußretraktoren nach der Medianebene hin. Auf eine kleine Strecke öffnen sie sich hier ineinander. Bemerkenswert ist diese posteriore Lage der Kommunikation, die in den Pseudolamellibranchien nur noch bei *Ostrea* angetroffen wird. Da aber die Niere im wesentlichen einerseits zu den Pectiniden, anderseits zu *Pinna* Beziehungen zeigt, hat man diese Kommunikation als das Homologon der Pectinidenkommunikation anzusehen und durch eine Verschiebung nach hinten, der ventralen Seite des Perikardiums entlang, zu erklären. Die Kommunikation ist bei *Avicula* enger, und diese Form bezeichnet in dieser Hinsicht ein Übergangsstadium, das zur völligen Trennung der Nephridien führt, wie wir bei *Pinna* finden werden.

Bei *Pinna nobilis*, bei welcher ich durch Dissektion die Morphologie der Nieren untersucht habe, bilden diese zwei longitudinal ausgedehnte Säcke, deren untere Partie sich beutelförmig zwischen die Kiemenachse und den Fuß einschiebt. Die Nieren liegen vorn außerhalb der Fußretraktoren, hinten unter- und innerhalb derselben und vor dem Schließmuskel; sie strecken sich nicht über dessen Unterseite aus wie bei *Pecten*. Übrigens liegen sie ventral und posterior, aber keinesteils vor dem Perikardium, das sich unter den Fußretraktoren nach innen biegt in der Art eines kurzen »couloir péricardique«. Im vorderen Ende des Nephridiums sind seine Öffnungen gelegen. Das Nephrostom führt in einen verhältnismäßig langen proximalen Schenkel, der an der inneren Seite des distalen und äußeren Schenkels mündet. Die beiden Außensäcke, deren Wände reichlich verästelte Falten in das Lumen entsenden, kommunizieren nicht miteinander. Nach vorn schnüren sie einen kurzen und weiten Endabschnitt ab, der sich, wie bei *Lima*, nach innen richtet und in eine Papille mündet, die auch die Genitalgänge wie bei *Mytilus* enthält, doch mit dem Unterschiede, daß bei *Pinna* eine gemeinsame Öffnung vorhanden ist (vgl. Fig. 9).

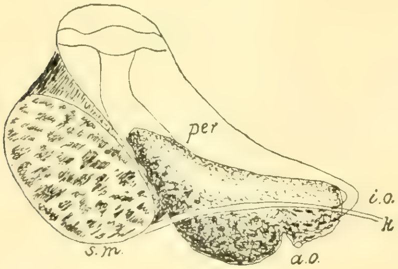


Fig. 9.
Pinna nobilis, rechtes Nephridium.

Pinna vereinigt also in sich Charaktere von verschiedenen Typen. Ein primitives Verhalten äußert sich in dem relativ langen Perikardialschenkel, ein sekundäres aber in der posterioren Lage zum Perikardium und den anterioren Öffnungen.

Man kann das Aviculiden-Nephridium leicht von dem *Pecten*-Nephridium herleiten, wenn man sich denkt, daß dieses in der Medianebene nach hinten gepreßt worden ist, wodurch die Kommunikation sich unter dem Perikardium rückwärts verschoben hat. Dabei hat eine Drehung stattgefunden, so daß der ursprünglich laterale Wimpertrichter unter und schließlich medianwärts von dem distalen Schenkel gekommen ist. Die starke Entwicklung der Fußretraktoren haben zu der Trennung der Nephridien mitgewirkt, indem diese sich zwischen die letzteren verlagert und sie voneinander gedrängt haben.

Fam. Ostreidae.

Ostrea gehört zu den Muscheln, die von dem typischen Bau in einer oder andrer Richtung abweichen. Durch ihre festgewachsene Lebensweise hat sie den Fuß nebst den Retraktoren verloren. Die Nephridien nehmen jedoch eine Lage ein, wie sie bei den Aviculiden zu beobachten ist, indem sie durch die weite Ausdehnung der Genitalorgane stark lateral verschoben sind, doch ohne in den Kiementräger einzudringen, und ganz ventral vom Perikardium liegen. Sie sind wie bei den Aviculiden in dem hinteren Ende durch eine enge Kommunikation miteinander verbunden (vgl. Fig. 10).

In den vordersten Ecken des Perikardiums, dicht an der vorderen und inneren Seite der Vorkammer, also median gekehrt, öffnen sich die breiten Nephrostome. Diese führen in die langen mit dichten und starken Cilien gekleideten Wimpertrichter hinein, welche sich weit nach hinten erstrecken, bis sie schließlich in die exkretorischen Teile der Niere einmünden. Diese letzteren stehen hier, unter dem hintersten Abschnitt des Perikardiums, in Kommunikation miteinander.

Vor der Einmündung des Wimpertrichters in den exkretorischen Abschnitt entsendet dieser einen weiten Sack nach vorn an der äußeren Seite des Wimpertrichters. Dieser Sack öffnet sich etwa bei dem vorderen Beginn der Kommunikation, nach außen. Die äußeren Nephridialöffnungen gleichen denen von *Pecten*, sind also longitudinale Spalten mit lippenförmigen Rändern.

Dieser sackförmige Abschnitt, der nach hinten zu schnell aufhört, erstreckt sich weit nach vorn an der äußeren Seite des Wimpertrichters und überschreitet ein wenig die Stelle, wo die Nephrostome sich öffnen. Dort, in dem vordersten Ende des Nephridiums, empfängt es die Ausführungsgänge der Genitalorgane.

Das Epithel des Nephridiums ist überall einschichtig. In dem distalen Sack bildet es hier und da sehr niedrige Falten, die im Querschnitt wie Papillen erscheinen. Die Zellen sind sehr klein, von zylindrischer Gestalt, und enthalten keine Konkretionen. Nur in dem hintersten Ende bilden die Wände eine schwache Lobierung.

Wenn man das *Ostrea*-Nephridium mit andern nahestehenden

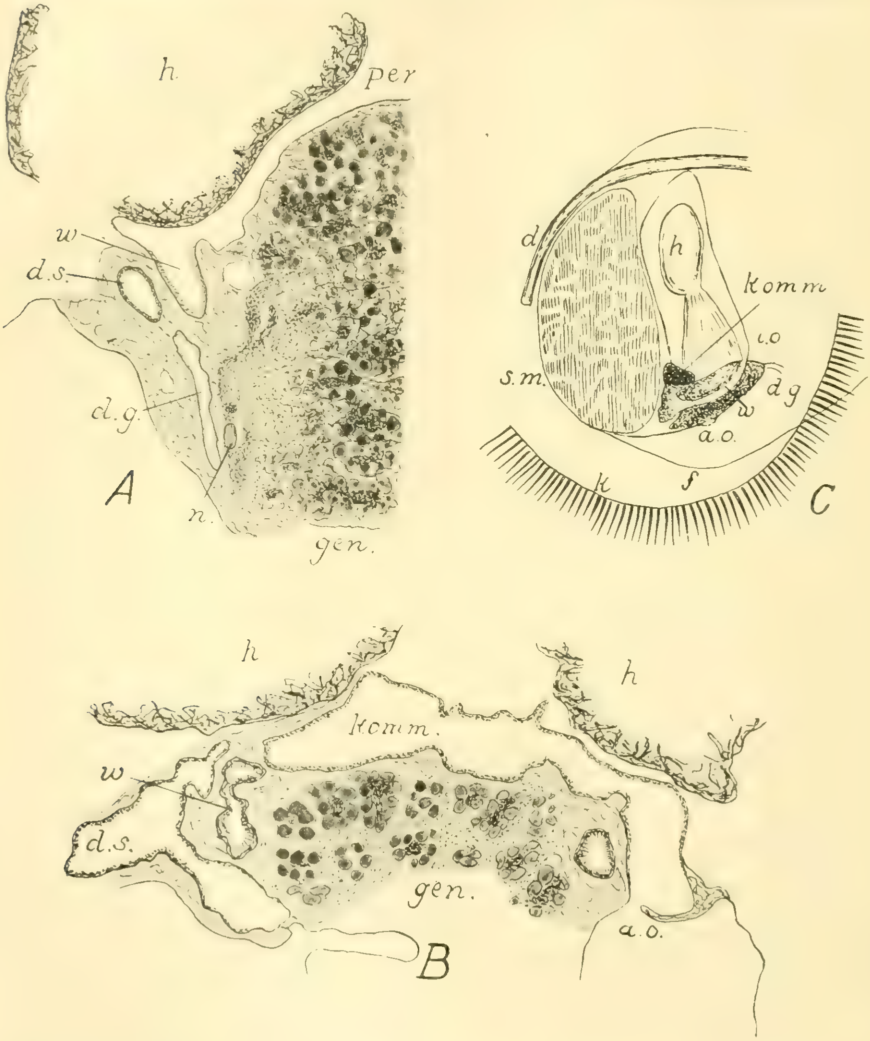


Fig. 10.

Ostrea edulis. *A.* Frontalschnitt durch das Nephrostom des linken Nephridiums. *B.* Dass. durch die Kommunikation. *C.* Schematisches Habitusbild des linken Nephridiums.

Nephridiumformen vergleicht, ergeben sich Anknüpfungen an verschiedene Typen. Daß der Wimpertrichter medianwärts von dem Distalschenkel liegt, und daß die Nephridialkommunikation sehr weit nach hinten verschoben ist, diese beiden Charaktere sind uns schon bei den Aviculiden bekannt geworden, und wir haben dort versucht, eine Erklärung dieser Verhältnisse zu geben. Dieselbe Erklärung dürfte auch für die Ostreiden angenommen werden. Freilich fehlen hier die Fußretraktoren die bei den Aviculiden als die wahrscheinliche Ursache der Lage der Nephridien und ihrer Abschnitte zueinander angenommen wurden, sicherlich haben die Ostreiden aber solche einmal besessen. Anderseits erinnert der Wimpertrichter durch seine Länge an *Lima*, und die Genitalorgane münden in den distalen Schenkel, weit vor dem Nephroprokte hinein, wie bei den Pectiniden.

An *Lima* erinnert auch die Weise, auf welche die beiden Nephridialabschnitte ineinander übergehen. Bei *Lima* schlägt sich der Distalschenkel um die hintere Seite des Wimpertrichters nach außen. Bei *Ostrea* ergibt sich dasselbe Verhalten, wenn man nur berücksichtigt, daß durch die veränderte Lage die ursprüngliche hintere Seite des Nephridiums hier die obere geworden ist (vgl. Fig. 10). In dieser Hinsicht findet man auch eine gewisse Übereinstimmung mit *Pinna*. Diese Eigentümlichkeit ist von großer Bedeutung für die Kenntnis der Phylogenie der Nephridiumtypen, wie unten weiter erklärt werden wird. Von *Lima* weicht die Niere aber durch den lateralen Distalsack ab.

Eulamellibranchia.

In dieser Ordnung führt PELSENEER alle diejenigen Formen zusammen, bei denen die Kiemen das höchste Entwicklungsstadium zeigen infolge der mehr oder weniger intensiven Zusammenwachsung der einzelnen Elemente. Innerhalb dieser Ordnung zeigen mehrere Organsysteme, darunter auch die Nephridien, eine so wechselnde Formenbildung, daß die Ordnung in ihrem jetzigen Umfang als unnatürlich angesehen werden muß, und sie umfaßt darum einen in phylogenetischer Hinsicht ungleichwertigen Stoff. Dies bezieht sich vor allem auf Subordo Submytilacea, unter deren Mitgliedern man zwei scharf getrennte Formen von Nephridien unterscheiden kann, die eine von den Sphaeriiden repräsentiert, die andre von z. B. den Astartiden. Wie diese aus einer Grundform hergeleitet werden können, wollen wir in der vergleichenden Abteilung dieser Arbeit untersuchen. Doch stimmen alle Eulamellibranchia in der Lage der Nephridien überein, da diese immer hinter dem Perikardium liegen. Eine anteriore Lage treffen wir nicht weiter in der Lamellibranchiatenserie an.

Von den meisten Familien der Gruppe Submytilacea sind Repräsentanten von mir untersucht worden, nämlich Arten aus den Gattungen

Cardita, Astarte, Cyprina, Lucina, Axinus, Kelliella, Anodonta, Corbicula, Cyrena, Sphaerium, Pisidium, Cyrenella, Aetheria, Dreissensia und *Modiolarca.*

Fam. Carditidae.

Als Untersuchungsmaterial habe ich Exemplare von *Cardita novangliae* benutzt, die von der Vega-Expedition im Jahre 1879 in der Behringsee (Konyam-Busen) eingesammelt wurden. Sie befanden sich freilich in schlechtem Konservierungszustand, waren aber für eine gröbere Examinierung verwendbar (Fig. 11).

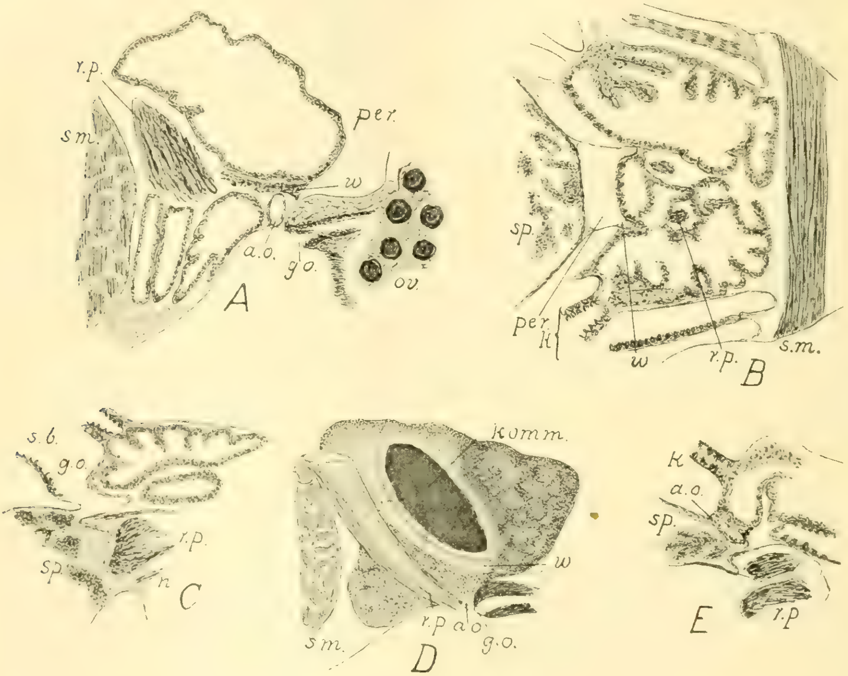


Fig. 11.

Cardita novangliae. *A.* Sagittalschnitt durch die äußere Nephridialöffnung und die Genitalöffnung. *B.* Transversalschnitt durch die Nephrostome. *C.* Dass. durch die rechte Genitalöffnung. *D.* Habitusbild des linken Nephridiums. *E.* Transversalschnitt durch die rechte Nephridialöffnung.

Die Nephridien liegen zwischen dem hinteren Schließmuskel und dem Perikardium, das sie äußerlich zum größten Teil bedecken. Sie sind von einer gedrungenen Gestalt, im Umriß triangulär, hinten stumpf an dem Schließmuskel endend, nach vorn an den Seiten des Perikardiums etwas spitz ausgezogen. Diese Gestalt wird von den großen Distalschenkeln bestimmt, deren Dimensionen diejenigen der Proximalschenkel bedeutend übertreffen. Die letzteren sind ziemlich lang und treten an der unteren Spitze des Perikardiums fast median und dicht aneinander heraus, und münden hinten an der Innenseite der distalen Säcke. Diese kommunizieren durch eine weite Öffnung oberhalb der Wimpertrichter miteinander. Die Wände der Außensäcke, besonders die äußere und die hintere, zeigen eine feine und regelmäßige Faltenbildung, derjenigen von *Astarte* ähnlich. Die Zellen zeigen die typisch blasenförmige Gestalt des exkretorischen Epithels und enthalten kleine, dunkelfarbige, rundliche Körner von konzentrischer Struktur, die besonders reichlich in dem am meisten lobierten Teil des Nephridiums vorkommen, wo sie auch die größten Dimensionen erreichen. Die Nephroprokte liegen dicht außerhalb und unter den Nephrostomen und in unmittelbarer Nähe der Genitalöffnungen, von denen sie aber getrennt sind. Sie liegen innen am Grunde des Sinus urogenitalis. Der Regel nach ist die Muschel gonochoristisch.

Bei *Cardita sulcata* beschreibt LACAZE-DUTHIERS (1855) getrennte Nephridial- und Genitalöffnungen.

Fam. Astartidae.

Aus dieser Familie sind einige Exemplare von *Astarte* (*Nicania*) *Banksi* untersucht worden. Sie wurden bei der zoologischen Station Kristineberg an der schwedischen Westküste eingesammelt und in Formolalkohol konserviert. Die Art wurde auf Schnitten untersucht (Fig. 12).

Bei dieser Form sind die Organisationsverhältnisse des Nephridiums sehr deutlich. Es besteht hauptsächlich aus dem sackförmigen distalen Schenkel, der von triangulärer Form ist, zwischen dem Perikardium und dem hinteren Schließmuskel liegt und größtenteils außerhalb der Fußretraktoren sich befindet; zwischen diesen strecken sich jedoch einige Loben rückwärts aus. Gleichfalls dehnen sie sich, wie bei *Cardita*, über die Seiten des Perikardiums aus, wenn auch nicht in demselben Grad als bei dieser. Die Außensäcke stehen vor (oder über) den Wimpertrichtern miteinander in offener Kommunikation. Ihre unteren und äußeren Wände sind ziemlich stark lobiert; in den medianen Partien sind sie aber glatt. Wenn man aber dieselben genauer examiniert, findet man, daß hier sehr dichte und regelmäßige Falten sich in das Lumen emporheben. Diese kleinen Falten, die an Schnitten papillen- oder zottenähnlich sind, finden sich in dem ganzen Außensack, auch in dem lobierten Teil, vor. Die blasenförmigen exkretorischen Zellen, die das Epithel zusammensetzen, enthalten runde, helle Konkretionen von konzentrischer Struktur. Der proximale Schenkel ist kurz und ziemlich weit, mit gefalteten Wänden versehen, die von Cilienepithel bekleidet sind und nach vorn mit einem kurzen, Geißelepithel enthaltenden Wimpertrichter aus dem Perikardium entspringen. Die Nephrostome liegen dicht aneinander nahe an der medianen Ebene. Die Nephroprokte liegen etwas außen vor und unter den Nephrostomen, dicht hinter den Mündungen der Genitalorgane, aber von diesen getrennt.

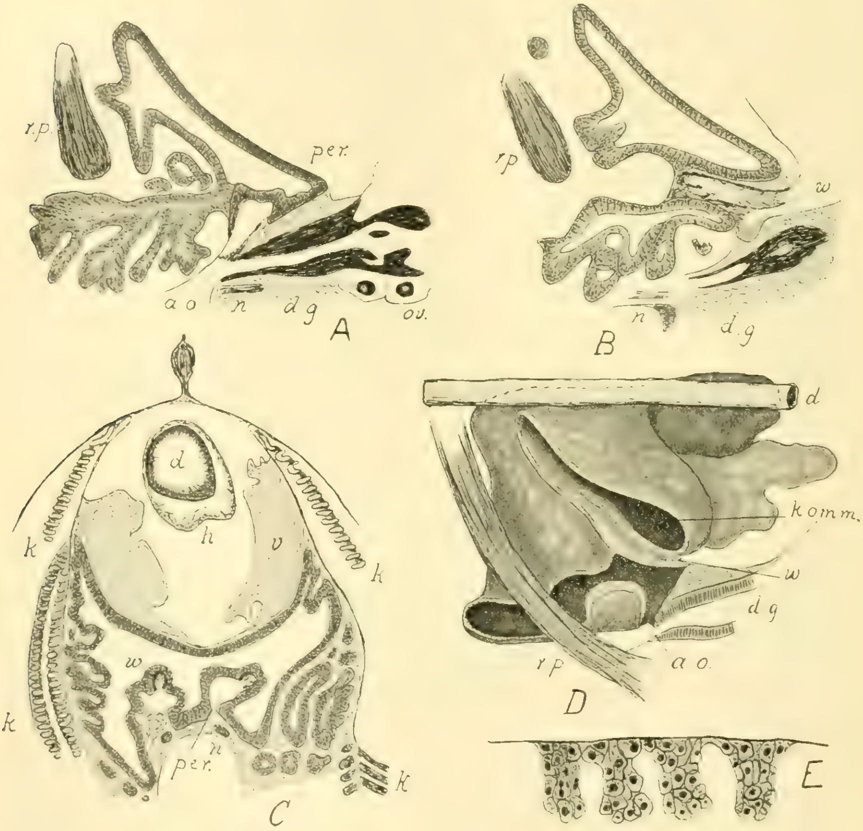


Fig. 12.

Astarte Banksi. *A.* Sagittalschnitt durch die äußere Nephridialöffnung. *B.* Dass. durch den Wimpertrichter. Unter diesem sieht man das Nephrostom des gegenüberliegenden Nephridiums. *C.* Querschnitt (frontal) durch die Nephridien nahe an den Nephrostomen. *D.* Schematisches Habitusbild des linken Nephridiums. *E.* Wandepithel aus dem distalen Schenkel.

Astarte stimmt also in allen Einzelheiten mit *Cardita* überein.

Fam. Cyprinidae.

Zwei kleine Exemplare (von bzw. 1 und 2 cm Länge) von *Cyprina islandica* von der zoologischen Station Kristineberg sind auf Schnitten untersucht worden, und einige größere wurden zum Vergleich disseciert.

Die Nephridien (Fig. 13) erinnern mehr an die unten zu besprechende *Venus* als an die vorhergehenden Formen. Deren Lage und Habitus sind dieselben wie bei diesen, sie strecken sich auch etwas an den Seiten des Perikardiums nach vorn, doch nicht in derselben Ausdehnung wie bei

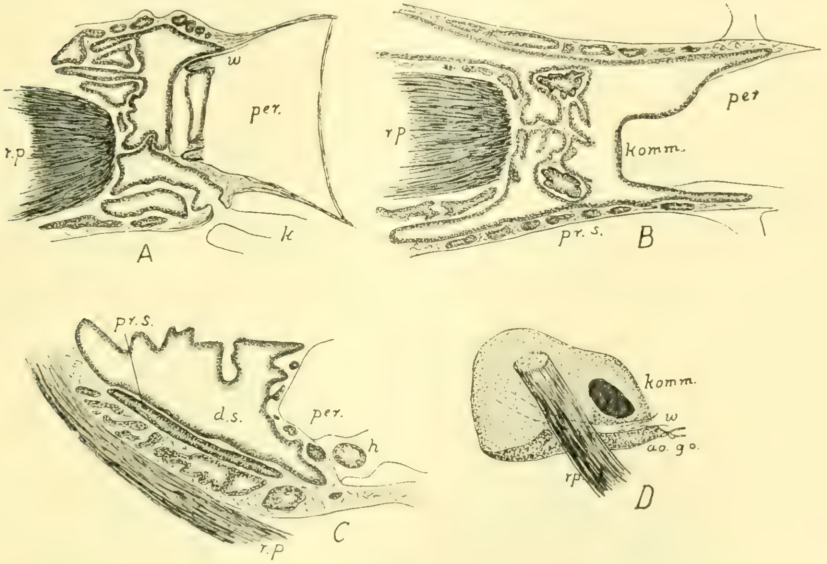


Fig. 13.

Cyprina islandica. A. Transversalschnitt durch die Nephrostome und die äußere Öffnung des rechten Nephridiums. *B.* Dass., etwas mehr dorsal, durch die Kommunikation. *C.* Sagittalschnitt durch die ganze Länge des Proximalschenkels. *D.* Habitusbild des linken Nephridiums.

Astarte. Die distalen Schenkel nehmen auch hier den größten Teil des Organes ein. Ihre Wände sind ringsum mit reichlichen, unregelmäßig einspringenden Falten versehen. Das diese auskleidende einschichtige Epithel sind die gewöhnlichen blasenförmigen exkretorischen Zellen, die bei dem kleinsten Exemplar keine Konkretionen enthielten, wogegen solche bei dem größeren auftraten und zwar in Form von hellen konzentrischen oder unregelmäßig gebauten Körnern. Eine Kommunikation, die wenigstens bei jungen Individuen kurz ist, ist vorhanden, und liegt über den Wimpertrichtern. Diese sind kurz und führen in einen etwas erweiterten Kanal hinein, dessen gefaltete Wände mit

Cilienepithel bekleidet sind. Sie gehen von der median befindlichen unteren Spitze des Herzbeutels aus. Der proximale Schenkel, der in seiner ganzen Ausdehnung mit Cilien versehen ist, setzt sich als ein langer enger Ductus nach hinten fort, bis er schließlich in die obere Partie des äußeren Schenkels an der medianen Seite einmündet. Fast auf der ganzen Strecke wird er ringsum (auch ventral) von dem letzteren umschlossen. Die äußeren Nephridialöffnungen liegen weit außen vor und unter den Nephrostomen und sind von den Genitalöffnungen getrennt, deutlicher bei größeren als bei jungen Exemplaren, wo sie dicht aneinander liegen und in den Sinus urogenitalis auslaufen.

Die Cypriniden unterscheiden sich also hauptsächlich wegen des langen schmalen Perikardialschenkels von den vorigen Familien.

Fam. Lucinidae.

Die Nephridien von *Lucina borealis* und *L. spinifera*, die von mir untersucht sind, stimmen im ganzen mit denen der eben genannten Formen überein. Sie sind, wie normal, zwischen dem Perikardium und dem hinteren Schließmuskel gelegen und werden von den medianen Fußretraktoren durchzogen. Der Form nach sind sie mehr in die Höhe als in die Länge ausgedehnt. Die distalen äußeren Schenkel sind weit und durch eine breite Kommunikation miteinander verbunden. Der proximale Teil ist kurz und tritt aus der lateralen Partie des Perikardiums heraus. Die Nephroprokte liegen dicht außerhalb der Nephrostome und etwas hinter den Mündungen der gonochoristischen Reproduktionsorgane (vgl. Fig. 14).

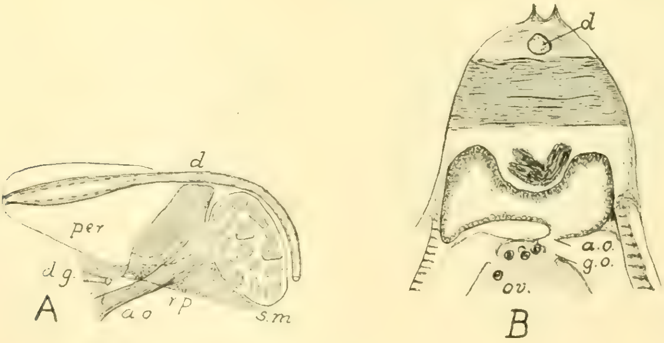


Fig. 14.

Lucina spinifera. *A.* Habitusbild des linken Nephridiums. *B.* Querschnitt (frontal) durch die äußeren Nephridial- und Genitalöffnungen.

Von den bis jetzt erwähnten Formen unterscheiden sich die Nephridien von *Axinus Sarsi* (Fig. 15) sowohl in ihrer Form als in der Lage. Sie bilden ein Paar longitudinal gestreckter Säcke, ganz vor den Fußretraktoren gelegen, von denen sie also nicht durchzogen werden, und hinter dem Perikardium, das hier ein in die Längsrichtung des Körpers gestrecktes Lumen besitzt, da seine Spitze sich nicht nach unten, sondern nach hinten richtet. Das vordere Ende des Nephridiums kommt also oberhalb dieses Teiles des Perikardiums zu liegen. Das ganze Ne-

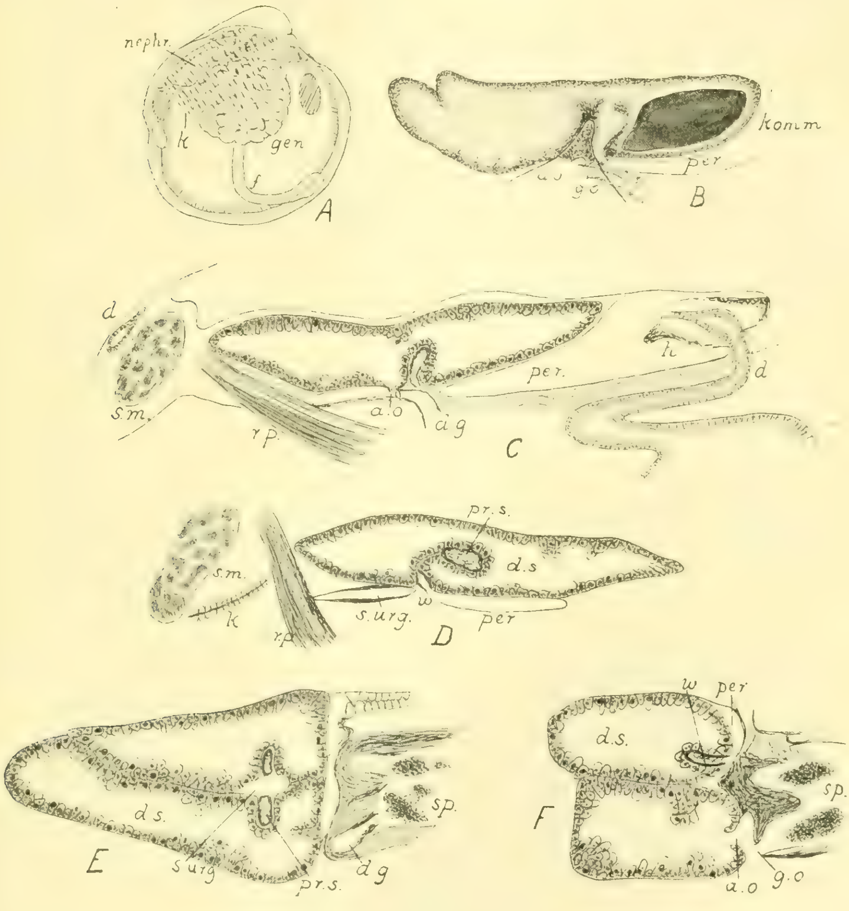

nephr.
k
gen
f
A
komm
per
a.o
g.o
B
d
s.m.
r.p.
a.o
d.g
per.
h
d
C
pr.s.
s.m.
d.s
k
r.p
w
s.urg.
per
D
d.s.
sp.
s.urg
pr.s.
d.g
E
w
per
d.s.
sp.
F
a.o
g.o

Fig. 15.

Axinus Sarsi. *A.* Die Lageverhältnisse des Nephridiums. *B.* Habitusbild des linken Nephridiums. *C.* Sagittalschnitt durch die äußeren Nephridial- und Genitalöffnungen. *D.* Dass. durch den Wimpertrichter. *E.* Transversalschnitt nahe an der äußeren Nephridial- und der Genitalöffnung. *F.* Dass. durch dieselben.

phridium kann auf die Weise aufgefaßt werden, als wäre es einer Drehung um 90° in der sagittalen Ebene unterworfen worden. Die Ursache dieser Umlagerung wird unten besprochen werden.

Die beiden distalen Schenkel stehen vorn in ziemlich weiter Kommunikation und umschließen hinter dieser die beiden langen und schmalen proximalen Schenkel. Die Wände der Außensäcke zeigen nur in geringem Grade Komplikationen, indem sie bloß schwache und wenige in das Lumen einspringende Falten bilden. Sie werden von einem exkretorischen Epithel bekleidet, dessen Zellen zottenähnlich in das Lumen hervorragen, die gewöhnliche Blasenform haben und große rundliche Konkretionen einschließen. Die proximalen Schenkel, die mit kurzen Wimpertrichtern beginnen, treten von den lateralen Seiten der nach hinten gerichteten Spitze des Perikardiums hervor, erweitern sich nach ihrem hinteren Ende hin und münden an den medianen Wänden der äußeren Säcke, etwa in ihrer halben Länge. Die äußeren Nephridialöffnungen liegen dicht außerhalb der inneren, hinter den Geschlechtsöffnungen und von diesen getrennt.

Fam. Cyamiidae.

Von der Gattung *Cyamium* habe ich eine große, noch nicht beschriebene Art aus Süd-Georgien untersucht. Die Nephridien sind Säcke von dreieckiger Gestalt, die völlig außerhalb der Fußretraktoren, hinter und unter dem Perikardium und vor dem Schließmuskel liegen. Über den Fußretraktoren stehen sie in einer schmalen, spaltenförmigen Kommunikation miteinander. Die proximalen Schenkel sind kurz und beginnen mit einem schmalen Wimpertrichter, welcher aus der untersten Spitze des Perikardiums heraustritt. Hinter dem Wimpertrichter erweitert sich der Schenkel sackförmig und öffnet sich kurz darauf in dem weiten, ebenfalls sackförmigen distalen Schenkel. Die Wimpertrichter und die Proximalschenkel liegen median dicht an den Fußretraktoren. Die äußeren Öffnungen liegen dicht außerhalb der Wimpertrichter (vgl. Fig. 16).

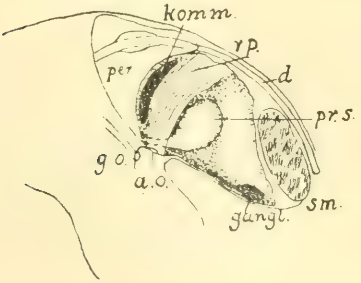


Fig. 16.
Cyamium pisiforme Hägg (aus Süd-Georgien). Das rechte Nephridium, schematisch.

Der Außensack ist nur sehr wenig, und zwar an der hinteren und äußeren Wand, in Loben zerlegt. Sein Epithel enthält sehr große, rundliche Konkremente und erinnert in der Anordnung an *Axinus*, da die Drüsenzellen zottenähnlich in das Innere des Lumens hervorragen. Große Exkretklumpen fanden sich sowohl in dem Perikardium als in dem Proximalschenkel. Der enge Wimpertrichter enthielt wie gewöhnlich geißeltragende Zellen.

Die Genitalgänge öffnen sich getrennt von den Nephridien, nur etwas mehr median als diese.

Da die Nephridien nur mit den kommunizierenden Partien vor, übrigens aber ganz hinter den Fußretraktoren liegen, erscheint es als ob sie rückwärts und nach unten verschoben worden wären, und für eine solche Annahme werden wir unten gewisse Stützen finden.

Neben dieser Art habe ich auch *Kelliella miliaris* examiniert, die in ihrer äußeren Form an ein *Pisidium* erinnert. Die Gestalt der Nephridien ist aber ganz verschieden, denn sie sind hier sackförmig. Nähere Details konnten wegen der mangelhaften Konservierung des Materials leider nicht festgestellt werden.

Über *Lasaea rubra*, die in die nahestehende Familie Leptonidae plaziert wird, sagt PELSENEER (1903): »Les reins sont situés fort en arrière entre les ganglions viscéraux et le rectum. Ils communiquent entre eux dans le plan médian et présentent une cavité presque sans plissements.«

Fam. Galeommidae.

Die zu dieser Familie gehörende *Chlamydoconcha Orcutti* Dall ist von F. BERNARD (1897) in anatomischer Hinsicht untersucht und beschrieben worden. Aus seiner Beschreibung geht hervor, daß die Nephridien zwei nach hinten gerichtete Säcke mit stark lobierten Wänden sind, und daß sie vorn miteinander in weiter Kommunikation stehen. Die proximalen Schenkel liegen von den äußeren Schenkeln umschlossen und gehen von den lateralen hinteren Hörnern des Perikardiums aus, die äußeren Mündungsabschnitte kreuzend. Die Genitalien münden von den Nephridien getrennt.

Fam. Unionidae.

Bei den beiden hierher gehörigen Typgattungen *Unio* und *Anodonta* haben die Nephridien die Gestalt zweier langgestreckter Säcke, die sich unter dem Perikardium nach hinten bis zu dem Schließmuskel ausdehnen. Ihre Lage ist also eine zum Perikardium teilweise ventrale, und dadurch unterscheiden sie sich von den bisher beschriebenen Formen. Aber auch der Bau ist ein verschiedenartiger. Jedes Nephridium ist nämlich in drei Teile zerlegt. Die Hauptpartie besteht aus zwei schlauchförmigen Gängen, die hinten ineinander übergehen. Der eine liegt nach außen und unten und steht vorn mit dem Perikardium in Verbindung; der andre verläuft über dem ersten, biegt sich vorn an seiner äußeren Seite nach unten und mündet hier in die Mantelhöhle. Der dritte Abschnitt des Nephridiums ist seine hintere Partie, die ganz vor dem Schließmuskel liegt. Diese Partie bildet eine Schleife (von Rankin 1890 Nierenschleife genannt), die eine Krümmung nach unten beschreibt und vorn und hinten in die beiden Schenkel übergeht.

Der erstgenannte Teil, von Rankin Nierensack genannt, ist allgemein als Perikardialteil (= proximaler Schenkel) bezeichnet (vgl. Lang 1900), der letztere, der Nierengang von Rankin, als Außensack (= distaler Schenkel). Diese beiden Partien scheiden sich auch in histologischer Hinsicht voneinander, indem der Nierensack stark gefaltete, mit exkretorischem, konkrementführendem, wimpertragendem Epithel versehene Wände hat, während der Nierengang völlig ebene, mit niedrigem Epithel ausgekleidete Wände besitzt; auch hier befinden sich aber hier und da exkretorische und bewimperte Zellen, besonders an der äußeren Wand, wo diese Zellen in kleinen Büscheln angeordnet stehen. Bei *Anodonta* hat also der perikardiale Schenkel darin einen eigenartigen Bau erreicht, daß er drüsenartiges Epithel führt, was sich bisher bei keiner einzigen höheren Muschel hat nachweisen lassen. Darum hat man auch nur sehr zögernd bei andern Muscheln die Homologie anerkannt.

Der Perikardialschenkel, den wir überall direkt aus dem Perikardium heraustreten sehen, verhält sich bei *Anodonta* von der Regel abweichend, indem sein vorderes Ende sich blind schließt. Er steht freilich mit dem Perikardium in Verbindung; diese Verbindung wird aber durch einen speziell differenzierten Kanal besorgt, der eine Strecke hinter dem vorderen Ende in den betreffenden Nierensack hineinmündet. Diese Kommunikationsweise wird zuerst von Rankin richtig beschrieben. Er nennt den Kanal »Nierenspritze«; dieser ist ziemlich weit und in seiner ganzen Ausdehnung mit gefalteten Wänden versehen. Er liegt nach der lateralen Seite des Nierensackes verschoben. Dieser Gang erinnert sehr an den Perikardialschenkel von *Trigonia* und *Cyprina*. Man könnte aus diesen Tatsachen vermuten, daß dieser Kanal allein den perikardialen Schenkel repräsentiere und das übrige Nephridium den distalen Sack, der also einer Spaltung der Länge nach unterworfen worden sei, doch lehrt uns die embryologische Entwicklung des Nephridiums, daß er dem Wimpertrichter widerspricht und daß er anfangs die direkte Fortsetzung des Nierensackes gebildet hat. Dieser letztere entspricht also dem proximalen Schenkel und der Nierengang dem distalen. Damit finden wir bei den Unioniden das schlauchförmige, schlingenartig umgeschlagene Nephridium, das wir bei den niederen Muscheln konstatiert haben und das dem Grundtypus am nächsten zu kommen scheint.

Das *Anodonta*-Nephridium, das bei anatomischen Beschreibungen immer als Typus verglichen wird, erweist sich also in einigen Charakterzügen als untypisch. Legt man dazu noch seine eigentümliche hintere Schleife, so sieht man leicht ein, daß es mit Schwierigkeiten verbunden gewesen ist, die Nephridien andrer Muscheln mit denjenigen von *Anodonta* zu homologisieren (vgl. *Teredo*, *Pholadidea*, *Cuspidaria*). Die Terminologie von Rankin (Nierensack, Nierengang, Nierenschleife) läßt sich demnach nur für die Unioniden anwenden.

Was die Nierengänge betrifft, so kommunizieren diese vorn miteinander. An dieser Stelle treten sie auch mit der Mantelhöhle in Verbindung, indem sie sich über die Nierensäcke hinüber umbiegen und durch kurze Uretere sich nach außen öffnen. Das Epithel ist in den Ureteren mit Cilien ausgerüstet. Die Nephroprokte liegen etwas mehr nach hinten als die Nephrostome. Sie sind von den Genitalporen getrennt und liegen vorn vor diesen.

Schließlich sei noch über die Nierenschleife bemerkt, daß ihre Wände eine Faltenbildung gleich der des Nierensackes aufweisen, so daß man sie gut als diesem angehörend betrachten kann.

Um einige Anhaltspunkte zur Beurteilung der ontogenetischen Entwicklung dieses Nephridiums zu bekommen, habe ich einige junge Exemplare (ca. 7 mm in der Länge) von *Anodonta cygnea* untersucht. Bei diesen findet man schon die persistierende Lage des Nephridiums unter dem Herzbeutel erreicht, sowie seine langgestreckte Gestalt. Einige wichtige Charaktere unterscheiden es aber von dem ausgewachsenen Organ.

Das junge Nephridium (Fig. 17) besteht wie das ausgebildete aus zwei Schenkeln, einem proximalen, welcher sich direkt nach vorn in den Wimpertrichter fortsetzt und in seiner ganzen Ausdehnung median (nicht unten) zu dem distalen liegt. Seine Wände sind ganz glatt und ohne die starke Faltung des erwachsenen Tieres.

Der distale Schenkel liegt außerhalb des proximalen und etwas mehr erhöht als dieser. Er bildet über den Wimpertrichtern eine kurze Kommunikation mit dem gegenüberliegenden und mündet gerade wie in ausgewachsenem Zustand. Auch seine Wandungen sind völlig glatt.

Nach hinten zu, ehe die beiden Schenkel ineinander übergehen, bilden sie eine kurze, lateral gelegene, nach unten geschlagene Schleife, welche derjenigen des ausgebildeten Nephridiums entspricht, aber von dieser dadurch abweicht, daß sie keine Falten bildet.

Eine scharfe Verschiedenheit des Epithels in diesen drei Abteilungen scheint nicht zu bestehen, doch ist ein allgemeiner Übergang von dem proximalen Teile in den distalen erkennbar. In den kurzen Wimpertrichtern besteht das Epithel aus Zylinderzellen mit langen Geißeln, nach hinten zu folgen Flimmerzellen, die den ganzen proximalen Schenkel auskleiden. Man sieht auch in den Zellen dieses Ganges Konkretionen, die also auf eine exkretorische Wirksamkeit dieses Schenkels hindeuten. Der distale Schenkel besteht, wenigstens nach seiner Mündung hin, aus niedrigen Epithelzellen.

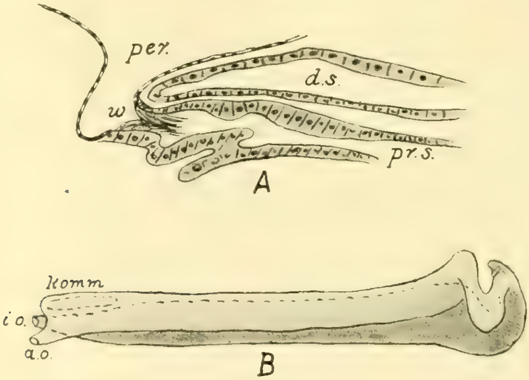


Fig. 17.

Anodonta cygnea, junges Individuum von 7 mm Länge. *A*. Sagittalschnitt durch den Wimpertrichter. *B*. Habitusbild des linken Nephridiums von außen.

Das Epithel der Schleife scheint wegen der Anwesenheit von zylindrischen Zellen, die aber augenscheinlich keine Flimmern tragen, sich mehr dem proximalen als dem distalen Abschnitt anzuschließen.

Durch diese embryologischen Tatsachen wird der Bau des Anodontanephridiums verständlich. Es ist direkt aus dem schlingenförmigen Grundtypus hervorgegangen. Der Perikardialteil ist anfänglich einfach, kompliziert sich aber allmählich und übernimmt völlig die exkretorische Funktion, während der distale Teil sich weniger daran beteiligt. Deutlicher als bei dem erwachsenen Nephridium tritt bei den Jungen die Schleife als ein Ansatz zur Aufwindung des Nephridiums auf, der aber nicht zur Ausführung gelangt. Schließlich lehrt die Embryologie, wie oben betont wurde, daß der bleibende Proximalteil (Nierensack) anfänglich direkt aus dem Perikardium herausgetreten ist.

Fam. Cyrenidae.

Wenn wir bei den Unioniden ein schlauchförmiges Nephridium angetroffen haben, so begegnet uns bei den Cyreniden dieselbe Erscheinung, aber auf eine besondere Weise spezialisiert.

Die vorhandene Familie umfaßt unter anderm die beiden Gattungen *Cyrena* (Schale mit glatten Lateralzähnen und ohne Mantelbucht) und *Corbicula* (mit gerieften Lateralzähnen und mehr oder weniger deutlicher Mantelbucht).

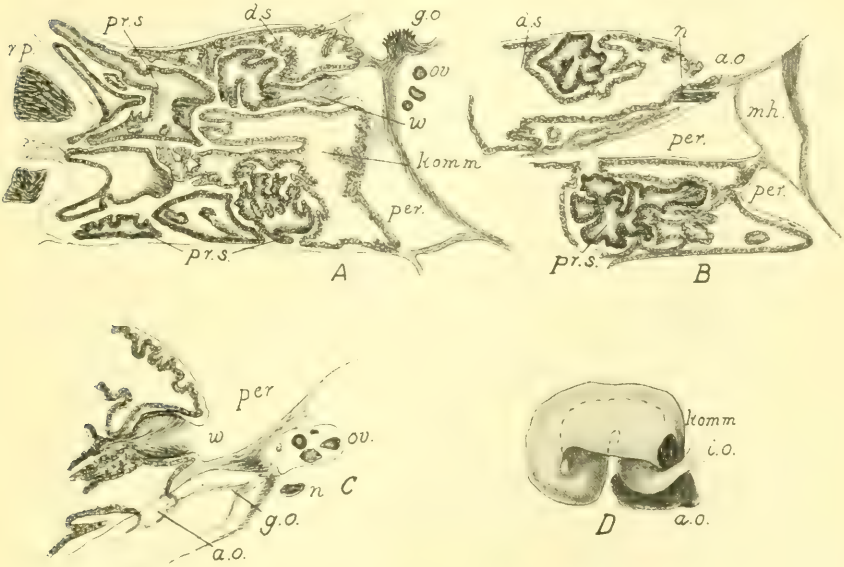


Fig. 18.

Corbicula rivalis. *A.* Transversalschnitt durch den linken Wimpertrichter und die linke Genitalpapille. *B.* Dass. durch die äußere linke Nephridialöffnung (etwas mehr nach unten). *C.* Sagittalschnitt durch dieselbe und durch die Umgebung der Genitalöffnung. *D.* Habitusbild des linken Nephridiums.

Ich habe von diesen Gattungen je eine Art untersucht, nämlich *Corbicula rivalis* aus Java und *Cyrena carolinensis* aus Nordamerika, welche letztere neben einigen andern Süßwassermuscheln gütigst von Dr. W. H. Dall, Washington, zur Untersuchung übersandt wurde.

Bei der erstgenannten Art verhält sich das Bojanussche Organ auf folgende Weise (vgl. Fig. 18).

Aus Frontal- oder Transversalschnitten ersieht man, daß der Perikardialschenkel, dessen histologische Elemente aus bewimperten Zellen gebildet werden, zum großen Teil an der äußeren Seite des distalen oder exkretorischen Schenkels gelegen ist. Die Wimpertrichter sind sehr kurz und führen in einen weiten Kanal hinein, dessen Wände stark gefaltet sind. Dieser weite Schenkel läuft nach oben zu, biegt dann um und steigt wieder hinter den aufsteigenden Abschnitt hinab; schließlich mündet er hinten in den unteren Teil des distalen Schenkels. Er beschreibt demnach einen dorsal gerichteten Bogen an der lateralen Seite des distalen Schenkels. Auch dieser bildet eine schwache Krümmung nach oben, liegt median zu dem proximalen Schenkel und zeigt ebenfalls stark gefaltete Wände, die von großen blasenförmigen Zellen mit gelben Konkretionen ausgekleidet werden. Vorn treten die beiden gegenseitigen distalen Schenkel miteinander in Kommunikation. Die äußeren Nephridialöffnungen sind durch eine kurze Strecke von den Genitalporen getrennt; diese münden vor der obersten Spitze des Sinus urogenitalis, jene hinter derselben; die Nephroprokte liegen zudem dicht außer und unter den Nephrostomen.

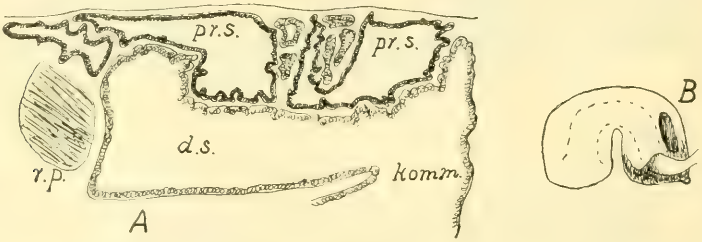


Fig. 19.

Cyrena carolinensis. *A.* Transversalschnitt durch das linke Nephridium und die Kommunikation mit der rechten. *B.* Habitusbild des linken Nephridiums.

Die Nephridien befinden sich ganz oberhalb der Fußretraktoren und umschließen diese nicht. In Beziehung zum Perikardium sind sie posterior.

Die Lagerungsverhältnisse der beiden Schenkel zueinander erinnern ein wenig an das *Anodonta*-Nephridium. Gleich diesem hat sich auch hier der proximale Schenkel schleifenartig gebogen, obgleich bei den Cyreniden diese Biegung in andrer Richtung stattgefunden hat.

Bei *Corbicula rivalis* sind die Wände des proximalen wie des distalen Schenkels stark gefaltet, und die Kommunikation ist ziemlich eng. Im Gegensatz dazu sind bei *Cyrena carolinensis*, wo dieselbe Organisation sich vorfindet, die Falten schwächer, und die Kommunikation ist verhältnismäßig breiter und streckt sich weiter nach oben hinaus. In histologischer Hinsicht ist bei den beiden Gattungen volle Übereinstimmung zu konstatieren (vgl. Fig. 19).

Die Nephridien der Cyreniden sind also durch die eigenartige Entwicklung des Proximalschenkels, seine laterale Lage, seine Weite und seine gebogene Form charakterisiert. Dadurch bilden sie eine Übergangsstufe zu dem Typus, den wir in der nächsten Familie finden werden.

Fam. Sphaeriidae.

Das Bojanussche Organ von *Sphaerium* ist sowohl von Drew (1896) als von Tocl (1894) beschrieben und abgebildet worden. Beide geben es als ein sehr verwickeltes Schlingensystem an. Bei *Sphaerium rivicola* scheint die Form stärker kompliziert zu sein als bei dem von Drew beschriebenen *Sph. sulcatum*, doch können dieselben Schlingen wahrgenommen werden. Auch bei *Sphaerium corneum* und *Sph.* (*Calyculina*) *lacustre* habe ich einen ähnlichen Bau gefunden und mit diesen stimmt in der Hauptsache *Pisidium* überein, obgleich bei dieser Gattung die Windungen etwas einfacher sind. Die Nephridien haben bei den Sphaeriiden folgenden Bau (vgl. Fig. 20 u. 21).

Sie bestehen aus einem schlängelnden rohrförmigen Kanal, der nach vorn mit den lateralen Teilen des Perikardiums etwas oberhalb der tiefsten Spitzen desselben in Verbindung steht. Die Kanäle nehmen den Platz zwischen dem Perikardium und dem hinteren Schließmuskel ein, hier winden sie sich knäuelförmig auf, bis sie endlich nach außen münden und zwar in den Sinus urogenitalis, dicht hinter den hermaphroditischen Geschlechtsorganen. Die Nephroprokte liegen dicht unter und median von den Nephrostomen. Die mediane Lage ist sekundär erworben, denn die Endabschnitte des Nephridiums kreuzen sich derart, daß die innere median, die äußere lateral verläuft.

Der ziemlich lange Wimpertrichter besteht wie normal aus zylinderförmigen Zellen, die Geißeln tragen. Darauf folgt ein Abschnitt mit Cilienepithel, und der Rest des Nephridialkanales ist mit einer einzigen Schicht exkretorischer Zellen ausgekleidet, welche die gewöhnliche Blasenform besitzen und Konkretionen enthalten.

Der nähere Verlauf des schlängelnden Kanales geht am besten aus den Figuren hervor; einige wichtige Umstände müssen aber hier bemerkt werden.

Wenn man das Schlingensystem zu einer ursprünglichen Grundschlinge zurückzuführen sucht, findet man, daß es sich leicht von einer solchen herleiten läßt. Man kann einen Perikardialschenkel und einen distalen Schenkel unterscheiden. Der erste ist bei *Pisidium* als ein nach oben gerichteter Bogen ausgebildet. An der medianen Seite wird er von dem distalen Schenkel bedeckt, aber auch lateral deckt ihn eine Schlinge, die proximal in den Perikardialteil, distal in den ausführenden Schenkel übergeht.

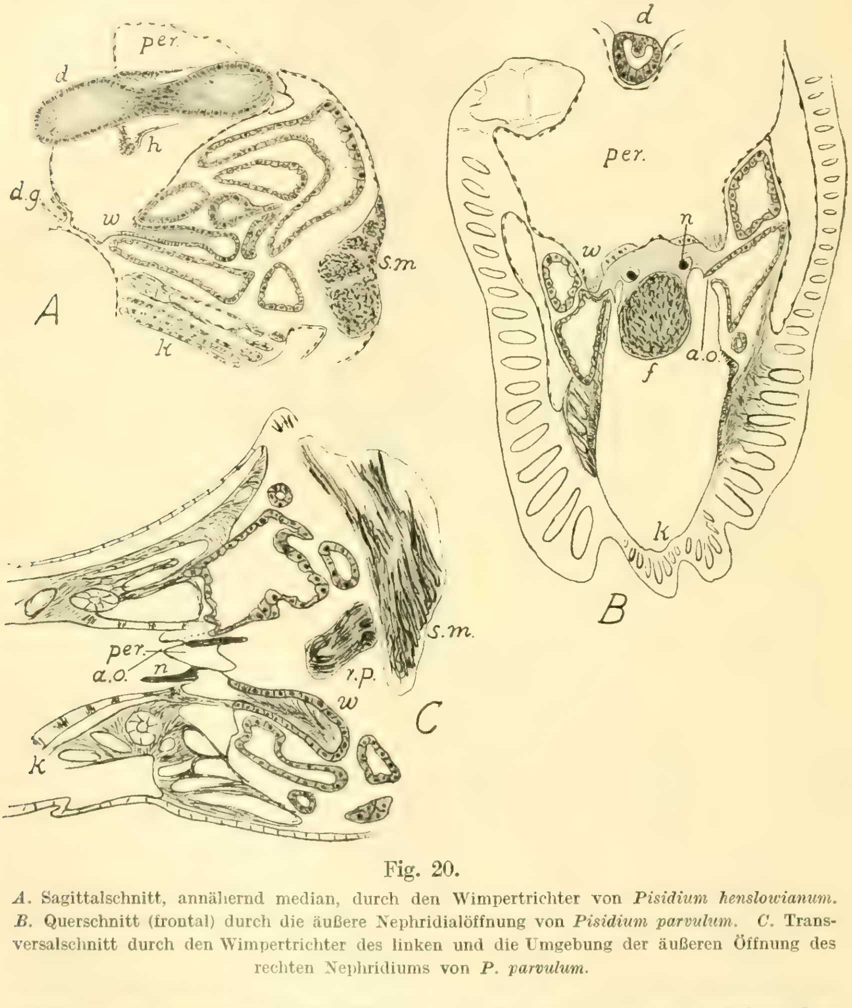


Fig. 20.

A. Sagittalschnitt, annähernd median, durch den Wimpertrichter von ***Pisidium henslowianum***. *B*. Querschnitt (frontal) durch die äußere Nephridialöffnung von ***Pisidium parvulum***. *C*. Transversalschnitt durch den Wimpertrichter des linken und die Umgebung der äußeren Öffnung des rechten Nephridiums von ***P. parvulum***.

Bei *Sphaerium* ist der perikardiale Schenkel zwiefach gekrümmt, und auch der median gelegene distale Schenkel ist mehr kompliziert; die laterale Schlinge findet sich aber unverändert vor.

Vor der äußeren Mündung des Nephridialkanales bildet der distale Schenkel einen geräumigen Sack, der lateral von dem Wimpertrichter liegt und besonders bei *Sphaerium rivicola* bedeutende Dimensionen erreicht. Von diesem Sack führt ein kurzer Ureter unterhalb des Wimpertrichters gegen die Medianebene hin, wo er nach außen mündet und zwar in demselben Querschnitt, wo die Wimpertrichter aus dem Herzbeutel hervortreten.

Es ist noch zu bemerken, daß keine Kommunikation zwischen den gegenseitigen Organen vorhanden ist.

Der Hauptform nach, und wenn man von der verwickelten Schlingenbildung absieht, besteht also das Nephridium der Sphaeriiden aus einem nach innen gelegten distalen und einem lateralen proximalen Schenkel, die aber vorn einander kreuzen, so daß hier der distale den proximalen bedeckt. Bei keiner andern Muschel vereinigen sich diese beiden Charaktere: die kanalartige Ausbildung des ganzen Organes und die laterale Lage des Proximalschenkels. Diese würden daher die Erklärung dieses Nephridiums sehr erschweren, wenn wir nicht bei den Cyreniden eine Ähnlichkeit in letzterer Hinsicht gefunden hätten.

Pisidium unterscheidet sich von *Sphaerium* nicht nur in der weniger verwickelten Aufwindung der Nephridialschläuche, sondern auch durch eine etwas andre Lage des Organes. Während dieses bei *Sphaerium* mehr der Länge nach gestreckt liegt, findet man es bei *Pisidium* mehr in dorsoventraler Richtung ausgedehnt, und dies steht in Korrelation zu der Verschiebung der Umbonen nach hinten. Ich habe dies schon in einer Arbeit über die Anatomie von *Pisidium obtusale* (1908) ausgesprochen. *Sphaerium* hat median gelegene Umbonen, *Pisidium* hat sie aber weit nach hinten verschoben, und gerade bei solchen Formen, die stark posteriore Umbonen haben, findet man das Nephridium dorsoventral ausgestreckt. Bei *Pisidium amnicum* und *virginicum*, wo die Umbonen eine mehr mediane Lage einnehmen, verhalten sich die Nephridien in dieser Hinsicht (nicht aber zu ihrer Komplikation) wie bei *Sphaerium*. Man findet also bei den Sphaeriiden deutliche Zeichen einer Korrelation zwischen der Lage der Umbonen und der Form und Lage der Nephridien; je weiter nach hinten jene zurückwandern, um so mehr werden diese von vorn her zusammengepreßt, was sowohl die aufgerichtete Lage als auch eine Erweiterung nach den Seiten zu mitbringt, so daß die Wimpertrichter mehr lateral auseinander weichen. Die zusammendrückende Kraft wirkt nämlich auch auf das Perikardium, so daß dieses sich nach den Seiten zu erweitert. Dagegen behalten die Nephroprokte ihre ursprüngliche Lage, wodurch die eigentümliche Kreuzung der Endabschnitte zustande kommt.

Die Ursachen dieser Zusammenschiebungen und Lageveränderungen wollen wir im Zusammenhang mit den phylogenetischen Besprechungen der Typen behandeln.

Die embryonale Entwicklung des gewundenen Sphaeriiden-Nephridiums habe ich bei *Sph.* (*Calyculina*) *lacustre* verfolgt. Die frühesten Stadien der Entwicklung sind von Ziegler (1885) bei *Sph. corneum* beschrieben worden, und diese habe ich hier nicht berücksichtigt, sondern erst mit Embryonen von ziemlich vorgeschrittener Organisation (0,3 mm Körperlänge) begonnen (vgl. Fig. 21*A*).

Bei solchen besteht das Nephridium aus einer einfachen, nach oben gerichteten Schlinge, die hinter dem Perikardium liegt. Schon hier sind die Nephrostome und Nephroprokte ausgebildet, und die erste Andeutung von der folgenden Komplikation ist bemerkbar, indem der Perikardialschenkel einen Bogen nach oben an der äußeren Seite des distalen Schenkels beschreibt, während dieser eine mediane schwache Krümmung nach unten bildet. Es ist wohl anzunehmen, daß in einigen noch früheren Stadien die gegenseitige Lage der Schenkel nicht diese inverse, sondern eine normale ist, so daß also der proximale Schenkel median zu dem distalen liegt. Wenn dann die Aufwindung ihren ersten

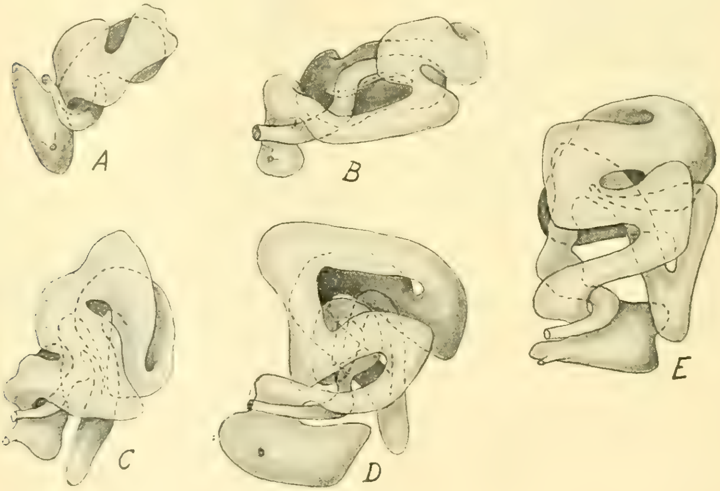


Fig. 21.

A—D. Die Entwicklung des rechten Nephridiums von *Calyculina lacustris*. *A.* aus einem Embryo von 0,3 mm Länge, × 500; *B* aus einem Embryo von 0,7 mm, × 250; *C* aus einem Embryo von 0,93 mm, × 200; *D* aus einem kleinen Exemplar von 4,5 mm, × 20. — *E.* Das rechte Nephridium von *Pisidium henslowianum*, × 65.

Schritt tut, äußert sich dieser also in den zwei gleichzeitig auftretenden Erscheinungen der Bogenbildung.

Das Epithel besteht auf diesem Stadium aus platten Zellen, die nach dem distalen Teile des Nephridiums hin höher werden. Cilien konnten nicht wahrgenommen werden.

Das nächste untersuchte Stadium bezieht sich auf einen Embryo von 0,7 mm Länge (Fig. 21 *B*). Der distale Schenkel hat hier seinen medianen Bogen tiefer heruntergeschoben und in longitudinaler Richtung ausgedehnt. Gleichzeitig hat sich eine obere, dorsalwärts gerichtete Krümmung ausgebildet. Hand in Hand damit hat eine Aufrollung des proximalen Schenkels stattgefunden, indem dieser sich in eine longitudinal gestreckte Spiraltour gelegt hat.

Die Komplikation führt um einen Schritt weiter bei dem Embryo von 0,93 mm Länge (Fig. 21 *C*). Hier hat die obere Krümmung des distalen (medianen) Schenkels an Größe zugenommen, so daß sie gleich groß wie die untere ist, und damit erhält der Schenkel einen S-förmigen Verlauf. Der proximale Schenkel behält noch seine Spiralform, nur hat sich das hintere Ende nach unten gerichtet, so daß die Spirale eine dorsoventrale Ausdehnung erhalten hat. Dieses Verhalten wird das bleibende.

In dem distalen Teil sind bei diesem Stadium kubische Zellen mit großen zentralen Kernen vorhanden, in dem Wimpertrichter niedrigere Zellen mit Geißeln. Weiter nach innen treten Flimmern auf, und die Zellen liegen hier deutlich aneinander näher als in dem distalen Schenkel.

Wenn wir dieses Stadium mit dem persistierenden vergleichen, finden wir, daß es genau demjenigen von *Pisidium* (Fig. 21 *E*) entspricht, dagegen nicht das Endstadium von *Sphaerium lacustre* bildet (Fig. 21 *D*). Dieses ist nämlich durch einige neue Charaktere ausgezeichnet, und zwar durch die stärkere obere Krümmung des distalen (medianen) Schenkels, welche jetzt den unteren Bogen an Größe übertrifft. Dazu kommt noch eine nach vorn und unten umbiegende Schleife des proximalen Schenkels.

Die ontogenetische Entwicklung des Sphaeriiden-Nephridiums bestätigt also unsre schon vorher ausgesprochene Vermutung, daß es von der einfachen Schlinge herzuleiten wäre, die sich allmählich in Krümmungen aufgeknäuelt habe. Sie zeigt auch, daß bei diesen Krümmungen sowohl der Perikardialteil als auch der distale Schenkel sich beteiligen. Sie zeigt, wie man die beiden Schenkel voneinander abgrenzen und wo die Grenze gesetzt werden soll, nämlich in der hintersten Umbiegungsstelle der obersten Schleife. Diese Erfahrung ist von großem phylogenetischen Interesse, denn dadurch sind wir imstande, in dem am frühesten sich anlegenden Bogen des proximalen Schenkels (vgl. das Stadium von 0,7 mm) die Nierenschleife der Unioniden zu erkennen. Diese haben wir nämlich schon oben als zum proximalen Schenkel gehörend gefunden. Trotz der verschiedenen Gestalt des Sphaeriiden-Nephridiums haben wir es also direkt aus einem *Anodonta*-ähnlichen Typus herleiten können.

Fam. Cyrenellidae.

Den beiden vorhergehenden Familien stellen die Systematiker die Familie der Cyrenelliden am nächsten, die Süßwassermuscheln von der Gattung *Cyrenella* umfaßt. Ich habe Gelegenheit gehabt, davon einen Repräsentanten, *C. rosea* d'Ailly aus Kamerun, zu untersuchen. Die Muschel ist von der Größe eines Sphaeriums, so daß sie sehr geeignet ist, auf Schnitten untersucht zu werden (vgl. Fig. 22).

Wie ich erwartete, zeigte sich auch hier das Nephridium in Windungen aufgeschlängelt. Doch stimmt *Cyrenella* mit keiner der vorhergehenden Formen überein; sie unterscheidet sich beträchtlich von diesen und kann als ein (diesen jedoch nahestehender) eigner Typus betrachtet werden. Der Proximalschenkel liegt auch hier teilweise an der lateralen Seite des Außensackes, ihr vorderer Teil liegt aber innerhalb dieses, und der ganze proximale Schenkel hat sich hinter dem Ende des distalen lateral umgebogen. Der Proximalschenkel kommt aus dem unteren Teil des Perikardes, aber nicht von dessen Spitze; er beginnt mit einem kurzen Wimpertrichter und erweitert sich unmittelbar hinter diesem zu einem weiten Kanal. An der lateralen Seite der Fußretraktoren bildet er zwei dorsoventral ausgedehnte Säcke, die nach vorn an der Außenseite des distalen Schenkels sich verbreiten. Hier bildet der Perikardialschenkel drei Loben. Von diesen streckt sich die mittlere nach oben hin, biegt sich rückwärts um und geht an der medianen Seite in den rohrförmigen distalen Schenkel über, der sich nach vorn und unten außerhalb der Wimpertrichter erstreckt und außerhalb der Nephrostome mündet.

Die Teile dieses Nephridiums mit denjenigen des Cyreniden-Nephridiums zu vergleichen, ist mit Hilfe des histologischen Baues möglich, welcher beweist, daß die mediane und die laterale Partie zu dem proximalen Schenkel gehören, und daß die zwischenliegende den distalen repräsentiert, denn in jenem ist das Epithel einschichtig und mit Cilien überzogen, während dieser durch die gewöhnlichen blasenförmigen Drüsenzellen mit basalen Kernen und großen dunklen Konkretionen charakterisiert wird. Die Wände der beiden Abteilungen

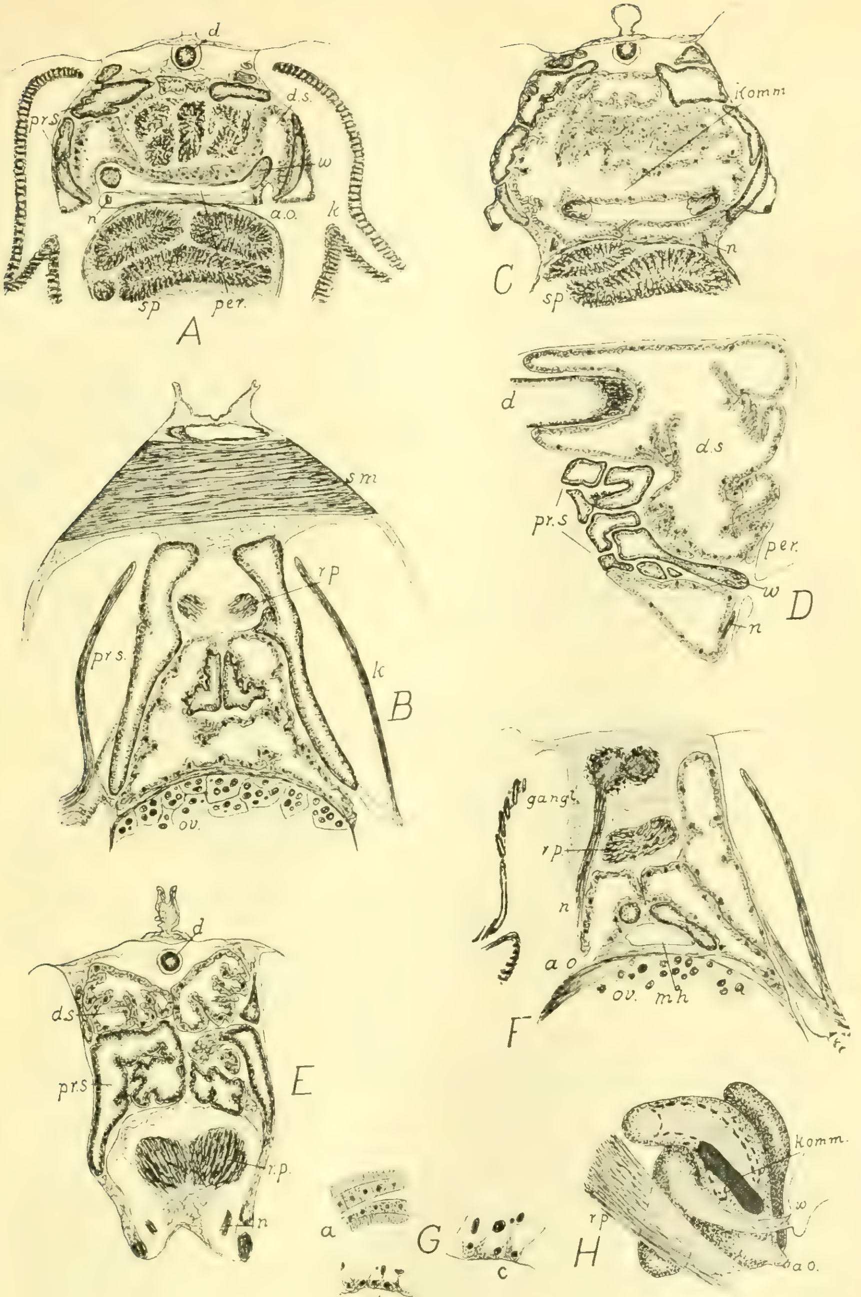

d
d.s.
pr.s
w
n
a.o.
k
sp
per.
A
Komm
n
C
sp
sm
rp
pr.s.
k
B
ov.
d
d.s
pr.s
per.
w
D
n
d
ds
pr.s
E
r.p.
n
gangl.
r.p.
n
a o
ov.
mh
F
a
G
b
c
komm.
w
rp
H
a o.

Fig. 22.

Cyrenella rosea. *A.* Querschnitt (frontal) durch die äußeren Nephridialöffnungen, dicht vor dem Perikardium, so daß die nach hinten sich streckenden Genitaldrüsen getroffen und central wahrzunehmen sind. *B.* Transversalschnitt durch die Nephridialkommunikation. *C.* Querschnitt durch dieselbe. *D.* Sagittalschnitt durch den Wimpertrichter nahe an dem Nephrostom. *E.* Querschnitt durch den medianen Teil des Nephridiums, wo der Proximalschenkel sich nach außen schlägt. *F.* Transversalschnitt durch die rechte äußere und nahe an der linken inneren Nephridialöffnung. *G.* Epithel aus dem Proximalschenkel (*a*) und dem Distalschenkel (*b* und *c*), das letztere (*c*) mit großen Konkretionen. *H.* Habitusbild des linken Nephridiums.

werden durch einspringende Falten vergrößert; diese sind aber ziemlich zerstreut und niedrig. Die distalen Schenkel vereinigen sich über den Wimpertrichtern durch eine verhältnismäßig weite Kommunikation miteinander. Die Nephroprokte liegen an der hinteren Seite des Sinus urogenitalis, von den Öffnungen der gonochoristischen Genitalorgane getrennt, die an der hinteren Seite des Sinus sich befinden.

Das Nephridium unterscheidet sich also wesentlich von übrigen bekannten Formen, doch kann es nach einigen Vereinfachungen auf den schlingenförmigen Grundtypus zurückgeführt werden. Wenn man nämlich von den lateralen Loben absieht, findet man die bei Cyreniden vorhandenen Teile, die Lage ist aber eine andre, und nur so viel steht fest, daß auch bei *Cyrenella* eine nach außen umgeschlagene Proximalschenkelschleife vorkommt. Diese Tatsache erinnert in hervorragendem Grade an *Anodonta*, wo sich eben diese Umschlagung auf dem embryonalen Stadium deutlich erkennen läßt. Das *Cyrenella*-Nephridium ist aber durch die Lobenbildung in spezieller Richtung kompliziert worden.

Fam. Aetheriidae.

Diese Familie steht den Unioniden nahe und umfaßt austerähnlich festgewachsene Muscheln der Gattung *Aetheria*. Durch Dissektion einer Art aus Sudan habe ich mich überzeugt, daß die Nephridien ihrer Lage und ihrem Bau nach mit denen von *Anodonta* übereinstimmen, d. h. sie bilden zwei langgestreckte Säcke an der unteren Seite des Perikardiums, die in eine obere und eine untere Partie geteilt sind, von denen die untere dieselbe Komplikation wie bei *Anodonta* aufweist. Details habe ich aus dem zugänglichen Material nicht ermitteln können.

Fam. Dreissensiidae.

Pelseneer führt diese Familie zu den Submytilacea infolge des anatomischen Baues der Kiemen. Die Muscheln sind den Mytiliden äußerlich sehr ähnlich, und auch mehrere innere Organisationsverhältnisse unterscheiden sie bedeutend von den übrigen Eulamellibranchia. Auch das Nephridium ist einer Gestalt, die wir noch nicht angetroffen haben. Ich habe die Nieren bei *Dreissensia polymorpha* aus dem Kaspischen Meer studiert (Fig. 23). Sie liegen zwischen dem hinteren Schließmuskel und dem vorderen Teil des Perikardiums in longitudinaler Richtung ausgestreckt. Mit ihrem vorderen Ende schieben sie sich unter das Perikardium hinein. Von dem vorderen Ende des Herzbeutels ziehen die sehr langen und schmalen Proximalschenkel heraus, die ein Drittel oder fast die Hälfte der gesamten Nephridiallänge einnehmen. Sie münden nach hinten in die gleichbreiten Distalschenkel hinein. Ihre vorderen Enden, die sich unter das Perikardium biegen, sind sehr niedrig und stehen hier in einer langen offenen Kommunikation miteinander. Hinter dieser erweitern sie sich etwas in der Höhenrichtung und teilen sich in zwei rückwärts gerichtete Loben, die eine innerhalb, die andre außerhalb der Fußretraktoren, die sie dadurch ganz umschließen, so daß die äußeren Loben hinter ihnen nach der Medianebene hin und ventral sich umbiegen. Der ganze Außensack hat ebene Wände, die mit blasenförmigen, konkrementführenden Zellen bekleidet sind. Er mündet vorn, dicht außer und vor den Wimpertrichtern und etwas hinter dem Ductus der getrenntgeschlechtlichen Genitalorgane, die an der Spitze des Sinus urogenitalis sich öffnen.

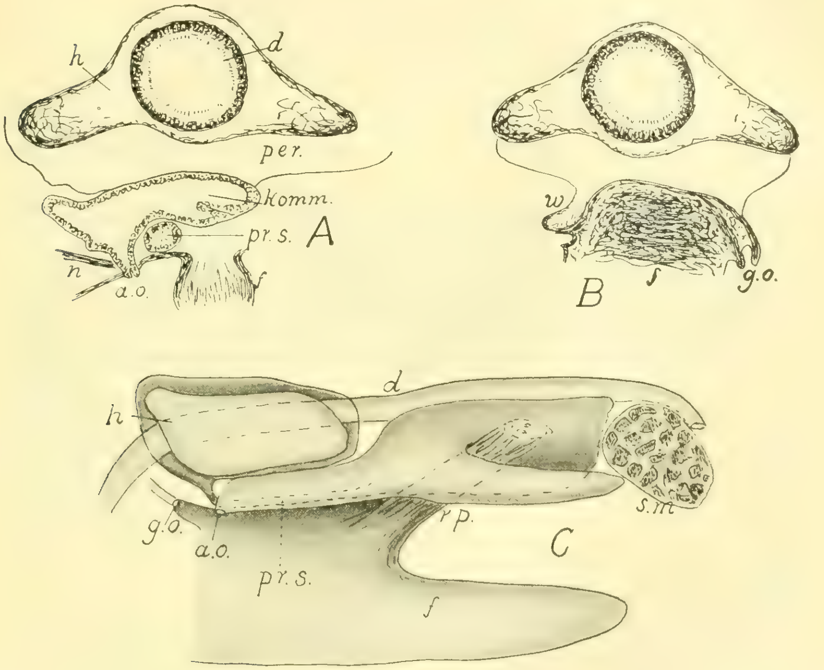


Fig. 23.

Dreissensia polymorpha. *A.* Frontalschnitt durch die äußere Mündung des linken Nephridiums und die Nephridialkommunikation. *B.* Dass. durch die Genital- und Perikardialöffnungen. *C.* Habitusbild des linken Nephridiums. Die Kommunikation mit dem rechten ist als durchscheinend gezeichnet.

Ein ähnliches Nephridium findet sich bei der nachstehenden Familie.

Fam. Modiolarcidae.

Die hier von mir untersuchte Form ist eine Art *Modiolarca* aus dem subantarktischen Gebiet (Fig. 24).

In der allgemeinen Form und Lage schließen sich die Nephridien eng an diejenigen bei *Dreissensia.* Doch zeigen sie folgende Abweichungen. Fast in ihrer ganzen Länge werden sie oben von dem Perikardium bedeckt; nur ihr hinterstes Ende hebt sich hinter dieses und über den Schließmuskel empor. Der unter dem Perikardium gelegene Teil ist hier nicht so stark abgeplattet; wie bei *Dreissensia* findet sich auch hier eine lange und weite gegenseitige Kommunikation. Die Fußretraktoren sind nur wenig an der äußeren Seite bedeckt; die Hauptteile der Nephridien liegen zwischen ihnen. Sie münden vorn nach außen, und die Nephroprokte liegen ganz wie bei *Dreissensia.* Auch der Perikardialschenkel ist wie dort ein langer und schmaler Kanal, der nahe an dem Fundus des Herzbeutels heraustritt, an der unteren Seite des Nephridiums verläuft und am Ende seines ersten Drittels sich in den Außensack öffnet.

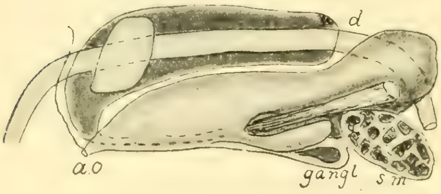


Fig. 24.

Modiolarca sp. Habitusbild des linken Nephridiums. Die Kommunikation mit dem rechten ist als durchscheinend gezeichnet.

Zu demselben Resultat, daß *Modiolarca* sich an *Dreissensia* eng anschließt, kommt auch Pelseneer (1903). Er hebt dabei den abweichenden Bau des Nephridiums hervor, insbesondere die Anwesenheit einer Kommunikation, ohne es aber in Einzelheiten zu behandeln.

Fam. Tellinidae.

Von dieser Familie habe ich sowohl *Tellina balthica* als auch *Scrobicularia nitida* untersucht.

Bei *Tellina* nehmen die Nephridien eine normale Lage zwischen dem Perikardium und dem hinteren Schließmuskel ein (Fig. 25). Sie sind aber nicht der Länge nach, sondern mehr in die Höhe ausgedehnt; ihre Längsachse fällt somit in schiefer Richtung von vorn unten nach hinten oben. Sie bestehen aus einem ziemlich langen proximalen und einem sehr weiten sackförmigen distalen Schenkel. Der erste beginnt mit einem ziemlich langen Wimpertrichter in der untersten Spitze des Perikardiums, erweitert sich ein wenig und zieht nach hinten und oben zu, krümmt sich schwach S-förmig und mündet lateral in die oberste Hinterecke des Außensackes. Der Perikardialschenkel zeigt keine einspringenden Falten, ist aber dadurch bemerkenswert, daß seine ventrale Seite sich einwärts buchtet, so daß eine *Typhlosolis*-ähnliche Einragung entsteht[1]. Der distale Sack liegt größtenteils median von dem Proximalschenkel, nach vorn aber deckt er diesen lateral; die Schenkel kreuzen demnach hier einander. Über den Wimpertrichtern öffnen sich die Säcke gegenseitig durch eine weite Kommunikation ineinander. Die Nephroprokte liegen außer und hinter den Nephrostomen; sie öffnen sich an der oberen und hinteren Seite des Sinus urogenitalis, während die Genitalmündungen vor diesen fast apikal in dem Sinus gelegen sind.

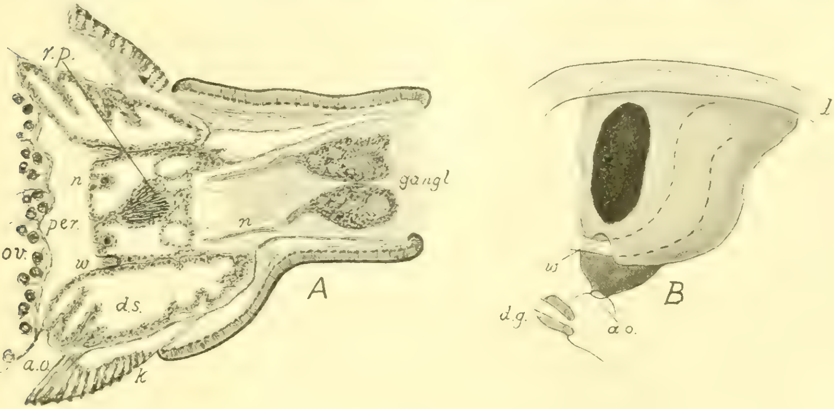


Fig. 25.

Tellina balthica. *A.* Transversalschnitt durch die Nephrostome. *B.* Habitusbild des rechten Nephridiums.

Die Wimpertrichter sind wie gewöhnlich mit Geißeln versehen. Hinter diesen bilden die erweiterten Säcke einige wenige einspringende Falten, wo die Zellen zarte Wimpern tragen. In dem distalen Schenkel stehen zylindrische, dicht gedrängte Drüsenzellen mit basalen oder wandständigen Kernen, aber ohne Konkremente; nur sehr feine Körner sind wahrnehmbar.

Fast dieselbe Lage und denselben Habitus zeigen die Nephridien von *Scrobicularia nitida* (Fig. 26). Auch bei dieser Form sind sie in dorsalventraler Richtung ausgezogen, und auch hier liegen sie vor den Fußretraktoren. Sie sind aber hier mehr von vorn nach hinten abgeplattet worden, so daß sie sich seitlich stark verbreiten. Der Perikardialschenkel ist hier sowohl länger als auch schmäler. Er tritt aus der unteren lateralen Vertiefung des Perikardiums, nicht aber aus dessen

---

[1] Dieselbe kommt auch bei andern Muscheln, z. B. *Meleagrina*, vor.

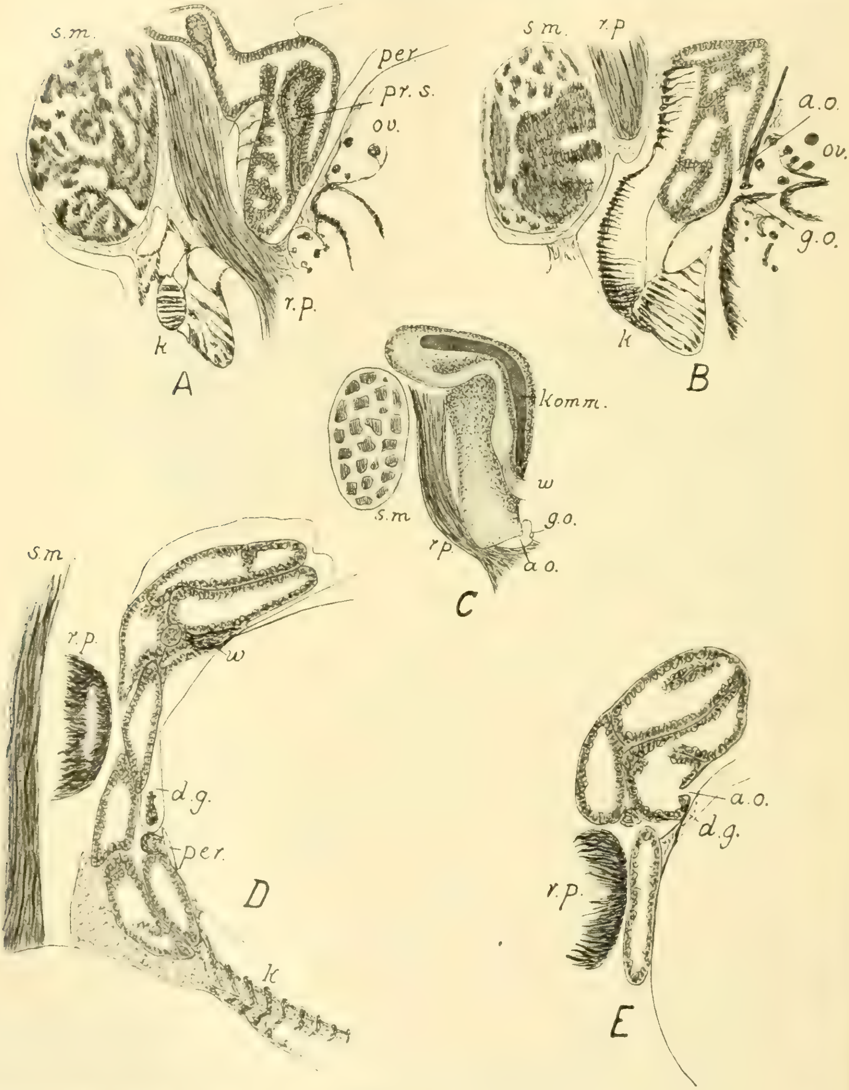

s.m.
per.
pr.s.
ov.
r.p.
k
A
s.m.
r.p
a.o.
ov.
g.o.
k
B
komm.
w
g.o.
a.o.
s.m
r.p.
C
s.m.
r.p.
w
d.g.
per.
D
k
a.o.
d.g.
r.p.
E

Fig. 26.

Scrobicularia nitida. A. Sagittalschnitt durch den Wimpertrichter. *B.* Dass. durch die äußere Nephridialöffnung. *C.* Habitusbild des linken Nephridiums. D. Transversalschnitt durch die Nephrostome. *E.* Dass. durch den Nephroprokt des linken Nephridiums.

Spitze heraus, beginnt mit einem ziemlich langen Wimpertrichter, erweitert sich dann etwas und zieht in S-förmiger Krümmung nach oben und hinten, die ganze Strecke aber an der medianen Seite des distalen Schenkels. An der hinteren Seite desselben streckt er sich lateral und mündet auch lateral in die oberste und hinterste Ecke des distalen Sackes hinein. Auch der letztgenannte Schenkel ist hier langgestreckt, also nicht stark sackförmig erweitert; er ist gleich dem proximalen S-förmig gekrümmt. Er liegt vollständig lateral von dem Perikardialschenkel und kommuniziert mit dem gegenüberliegenden; die Kommunikation ist sehr lang und schmal und nimmt die ganze Länge des Außenschenkels bis zur Einmündung des Perikardialschenkels ein. Die Wände der distalen Schenkel sind stark gefaltet und mit exkretorischem Epithel ausgekleidet, das fein verteilte Konkremente enthält. Der Perikardialteil ist dagegen wie gewöhnlich von kubischem Epithel bedeckt, das Cilien, in dem Wimpertrichter Geißeln, trägt.

Die Nephroprokte liegen von den Geschlechtsöffnungen getrennt und befinden sich eine gute Strecke unter den Nephrostomen an der Hinterseite des Sinus urogenitalis.

Da bei *Scrobicularia* die beiden Schenkel noch eine gangförmige Gestalt besitzen, unterscheidet sich das Nephridium beträchtlich von den bisher beschriebenen Eulamellibranchiatentypen, die gewöhnlich sackförmige Nephridien haben. Dazu kommt noch die langgestreckte Kommunikation, der ziemlich lange Wimpertrichter und die darauf folgende Erweiterung des Proximalschenkels, Charaktere, die sehr an *Solen* und verwandte Genera erinnern.

Fam. Mactridae.

Die untersuchte Form ist *Mactra elliptica* aus Bohuslän (Fig. 27). Bei dieser Art gleichen die Nephridien denjenigen von *Scrobicularia* in der Hinsicht, daß sie ganz außerhalb der Fußretraktoren liegen und in dorsoventraler Richtung ausgestreckt sind. Diese Lage zeigt aber darin eine wichtige Abweichung, daß die Umbiegungsstelle der Schenkel nicht nach hinten und oben, sondern nach unten verschoben worden ist. Der proximale Schenkel ist lang und schmal und beginnt mit einem ziemlich langen Wimpertrichter, verläuft nach unten und hinten zu und mündet in das ventrale Ende des Außenschenkels hinein. Er liegt ganz an der medianen Seite des letzteren. Die distalen Schenkel sind sehr erweitert, aber in longitudinaler Richtung gestreckt und behalten daher ihre Gangform unverwischt bei. Sie kommunizieren gegenseitig, und die Kommunikation liegt in dem obersten (vordersten) Teil derselben, hinter den Wimpertrichtern. Die äußeren Öffnungen liegen außerhalb der inneren und sind von den Geschlechtsöffnungen getrennt.

Das Nephridium zeigt überdies das von der Regel abweichende Verhalten, daß es unter dem Perikardium liegt. Die genannte Form und Lage weist darauf hin, daß es aus einer normalen Ausgangslage hinter dem Perikardium durch Drehung in sagittaler Richtung hin geführt worden ist und zwar durch Herabpressung des hinteren Endes nach unten zu. Es handelt sich hier also um eine Umlagerung der Nephridien, wie wir schon bei den Pisidien eine solche konstatiert haben. Bei *Mactra* führt diese aber zu einer andern Endlage als bei den Sphaeriiden. Wahrscheinlich ist sie aber auch hier eine Erscheinung, die in Korrelation zu der Lage der Umbonen steht, denn bei *Mactra* sind diese bis in die Mitte der Muschel verschoben. Da auch bei *Tellina* und *Scrobicularia* die Umbonen ziemlich weit nach hinten gerückt sind, finden wir auch bei jenen Gattungen diese Annahme bestätigt.

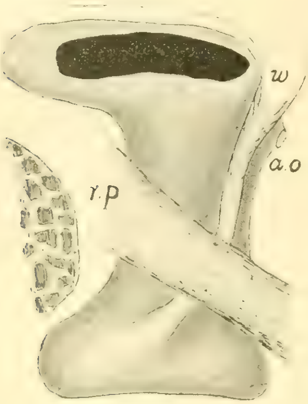


Fig. 27.

Mactra elliptica. Habitusbild des linken Nephridiums.

Fam. Veneridae.

Die Nephridien von *Venus gallina,* welche Muschel ich als Repräsentant dieser Familie untersucht habe, sind zwischen dem Perikardium und dem hinteren Schließmuskel belegen; dazu liegen sie ganz vor und außer, keinesfalls aber zwischen den Fußretraktoren (Fig. 28). Es sind ein Paar weiter Säcke, die sich durch eine lange und weite Kommunikation ineinander öffnen. Unter dieser treten die proximalen Schenkel aus den lateralen Partien des Herzbeutels hervor, mit einem ziemlich langen Wimpertrichter beginnend. Die proximalen Schenkel sind vergleichungsweise kurz, verlaufen an der medianen Seite der Außensäcke und münden hinten in diese hinein. Die äußeren Säcke haben im Gegensatz zu dem proximalen Schenkel, wo dieses Verhalten nur angedeutet ist, stark gefaltete Wände; diese sind mit konkrementführendem Epithel ausgekleidet. Sie umschließen die Perikardialschenkel sowohl äußerlich als median und münden nach außen unter und lateral von den Nephrostomen. Sie sind eine gute Strecke hindurch von den mehr nach vorn mündenden Genitalgängen geschieden.

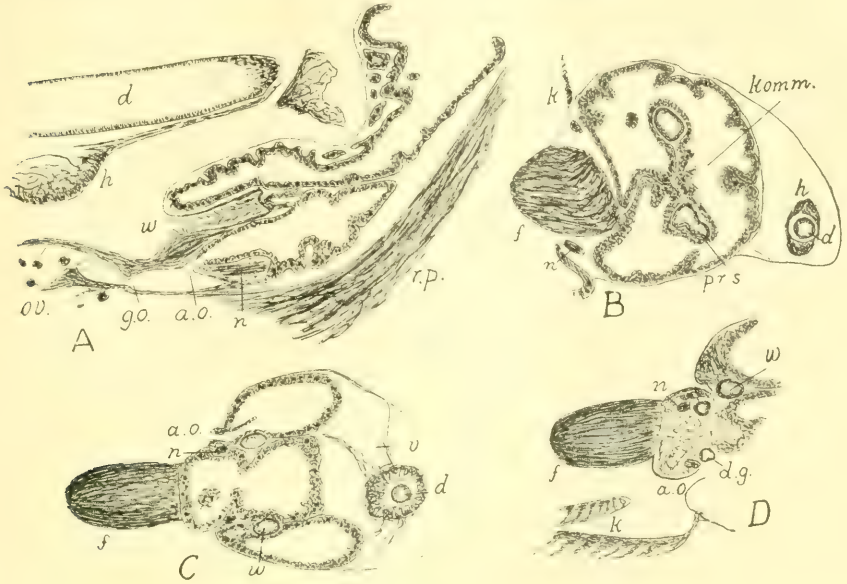


Fig. 82.

Venus gallina. *A.* Sagittalschnitt durch die innere und die äußere Nephridialöffnung. *B.* Frontalschnitt durch die Nephridialkommunikation. *C.* Dass. durch die rechte äußere Nephridialöffnung. *D.* Dass., unmittelbar vor dem vorigen Schnitt, durch Ductus genitalis (rechts) und die linke äußere Nephridialöffnung.

Venus schließt sich hinsichtlich des Baues der Nephridien sehr eng an *Cyprina*.

Fam. Cardiidae, Tridacnidae und Chamidae.

Diese drei Familien sind in dem Bau der Nephridien miteinander gut übereinstimmend. Bei *Cardium*, *Tridacna* und *Chama* sind diese aus einem Paar weiter Säcke gebildet, die in offener Kommunikation miteinander stehen. Sie liegen ganz normal hinter dem Perikardium und umschließen die Fußretraktoren dadurch, daß diese nach oben hin divergieren und dort zwischen sich die Nephridien empfangen. Die Perikardialschenkel sind kurz und weit mit wenigen hineinspringenden Falten. Bei *Chama* sind sie jedoch ziemlich lang und bilden einen nach hinten gerichteten Bogen. Sie gehen von den lateralen Hörnern des Perikardiums aus. Die Wände der distalen Schenkel (= der Außensäcke) sind reichlich lobiert. Die Verteilung des Epithels ist die normale: Geißelzellen in dem kurzen Wimpertrichter und exkretorische Zellen in dem Außensack. Die Nephroprokte liegen dicht außerhalb der Nephrostome, aber weit von den Genitalporen getrennt; diese sind mehr nach vorn und innen gelegen (vgl. Fig. 29 u. 31).

Die hier beschriebenen Formenverhältnisse beziehen sich auf *Cardium fasciatum*, das ich geschnitten habe, *Chama* sp., gleichfalls von mir geschnitten, und *Tridacna gigas*, die von Grobben (1898) und Lacaze-Duthiers (1902) examiniert wurde. Von *Cardium edule* liegen auch in der Literatur Beschreibungen der Nephridien vor, die mit den obenstehenden übereinstimmen (vgl. Johnstone 1899).

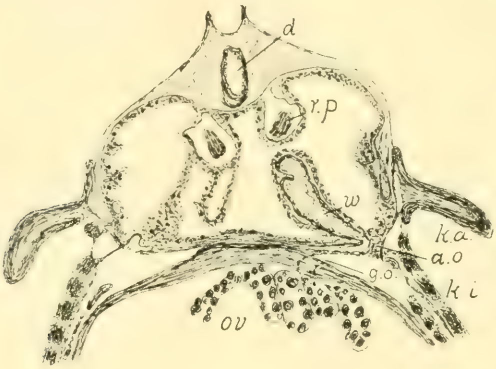


Fig. 29.

Cardium fasciatum. Frontalschnitt durch die Umgebung der Nephridial- und Genitalöffnungen.

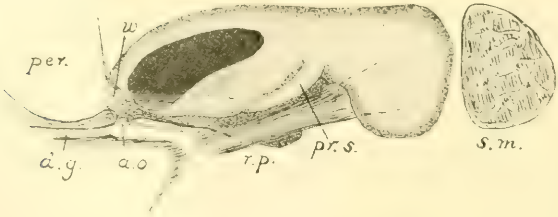


Fig. 30.

Mya truncata. Habitusbild des rechten Nephridiums.

Pseudokellya cardiformis ist von Pelseneer (1903) den Cardiiden nahegestellt und anatomisch beschrieben worden; von den Nephridien erwähnt er nur, daß sie eine Kommunikation besitzen.

Fam. Myidae.

Von dieser Familie habe ich sowohl *Mya truncata* (Fig. 30) als *Corbula gibba* (Fig. 32) untersucht.

Bei der ersten Form sind die Nephridien in der Längsrichtung des Körpers zwischen dem Perikardium und dem hinteren Adductor und größtenteils über den Fußretraktoren eingelagert. Die Perikardialschenkel kommen aus den lateralen Hörnern des Perikardiums heraus, beginnen mit einem kurzen und schmalen Wimpertrichter, erweitern sich nach hinten, verlaufen gänzlich an der medianen Seite der Außensäcke und münden auch median in die hinteren Partien derselben hinein. Die letzteren sind geräumig, nur mit dem hintersten Ende die Fußretraktoren äußerlich bedeckend, vorn in weiter Kommunikation miteinander verbunden. In dorsoventraler Richtung sind die Außensäcke sehr abgeplattet. Ihre Wände sind mit starken hereinragenden Falten versehen, und das Epithel besteht aus großen Drüsenzellen. In dem Perikardialschenkel ist das gewöhnliche Cilienepithel vorhanden. Die Nephridien münden mit den Genitalien durch einen gemeinsamen Porus, der die oberste Spitze des Sinus urogenitalis einnimmt.

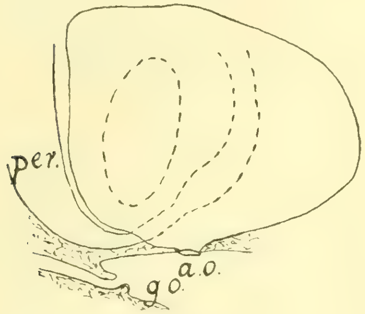


Fig. 31.

Chama sp. Habitusbild des rechten Nephridiums.

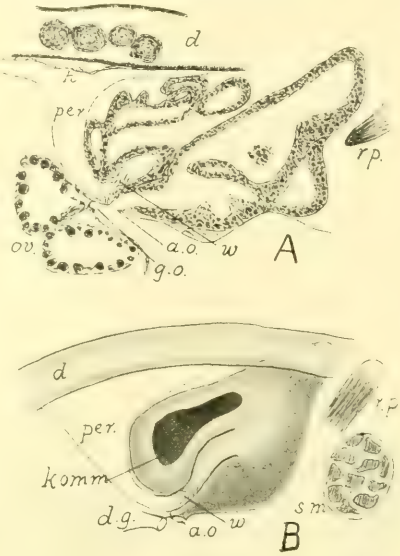


Fig. 32.

Corbula gibba. *A*. Sagittalschnitt durch die Nephridial- und Genitalöffnungen. *B*. Habitusbild des rechten Nephridiums.

Bei *Corbula gibba* sind die Nephridien von gedrungener Form. Sie repräsentieren hier sehr weite Säcke, die vorn miteinander in Verbindung stehen. Ihre Perikardialteile sind etwas kürzer als bei *Mya* und beginnen mit sehr kurzen Nephrostomen, hinter denen die Schenkel sich erweitern. Die Perikardialschenkel liegen ganz an der inneren Seite der Außensäcke und münden medianwärts in diese hinein. Die Nephroprokte liegen ziemlich dicht außerhalb der Nephrostome hinter den Geschlechtsöffnungen, von denen sie eine kurze Strecke getrennt sind.

Fam. Solenidae.

Von den zu dieser Familie gehörenden Formen ist *Cultellus pellucidus* wegen seiner Kleinheit zur Untersuchung auf Schnitten am meisten geeignet; diese Art hat auch als Material der untenstehenden Beschreibung gedient (vgl. Fig. 33).

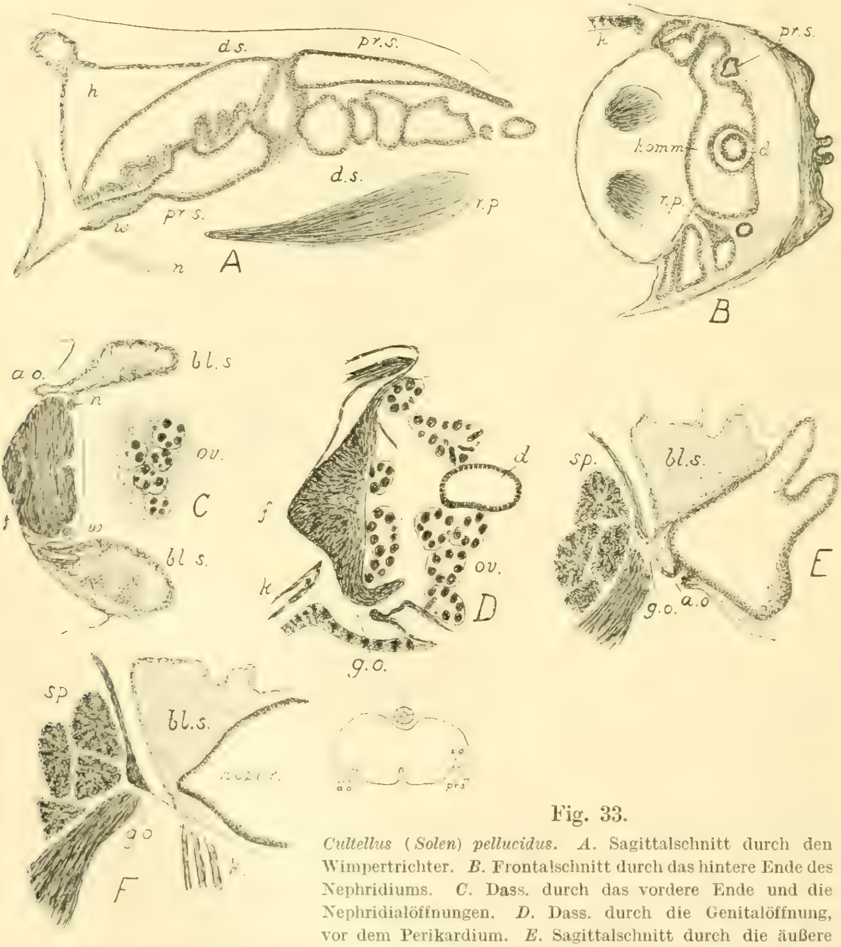


Fig. 33.

Cultellus (*Solen*) *pellucidus*. *A*. Sagittalschnitt durch den Wimpertrichter. *B*. Frontalschnitt durch das hintere Ende des Nephridiums. *C*. Dass. durch das vordere Ende und die Nephridialöffnungen. *D*. Dass. durch die Genitalöffnung, vor dem Perikardium. *E*. Sagittalschnitt durch die äußere Nephridialöffnung und die etwas mehr median gelegene Genitalöffnung. *F*. Dass. durch die Genitalöffnung. Dazu Diagramm um die Lage der Schenkel, Öffnungen und der Kommunikation zu zeigen.

Die Nephridien formieren hier zwei longitudinal ausgedehnte Säcke, die zwischen dem Perikardium und dem hinteren Schließmuskel ganz oben und vor den Fußretraktoren eingelagert sind. Der Perikardialschenkel bildet einen langen und schmalen Gang, der mit einem langen Wimpertrichter aus den lateralen Hörnern des Herzbeutels nahe an dessen Fundus heraustritt. Hinter dem Wimpertrichter erweitert sich der Perikardialschenkel ein wenig. Er läuft anfangs ventral, nahe an der äußeren Seite des distalen Schenkels, zieht allmählich nach der Medianebene hin, richtet sich nach oben und mündet in das hinterste Ende des Außensackes. Er wird mit Ausnahme der ventralen Seite ganz von dem distalen Schenkel umschlossen. Der letztere, welcher auch in die Länge gestreckt ist, und also seine primitive Gangform beibehält, kommuniziert mit dem gegenüberliegenden durch eine langgestreckte Öffnung, die fast die ganze Länge des Nephridiums einnimmt. Die Wände der Außensäcke sind wie diejenigen der Perikardialschenkel glatt, und nur in den äußeren und hinteren Wänden kommt es zu schwacher Lobenbildung. Sie werden von exkretorischem Epithel mit fein verteilten Konkretionen ausgekleidet. Die Nephroprokte liegen unmittelbar außerhalb der Nephrostome, hinten und etwas median von den Genitalöffnungen, mit welchen sie gemeinsam in den Sinus urogenitalis hinausmünden.

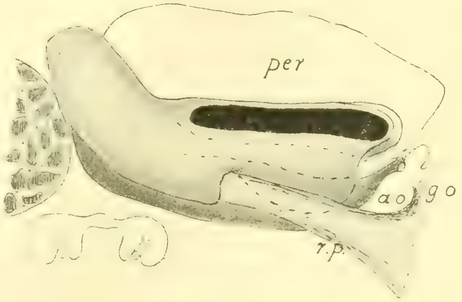


Fig. 34.

Saxicava rugosa. Habitusbild des linken Nephridiums nebst Diagramm über den allgemeinen Habitus (Querschnitt) der Nephridien.

Die langgestreckte Form der Schenkel ist eine Eigentümlichkeit dieses Nephridiums, die an *Scrobicularia* erinnert und die wir auch bei den unten zu besprechenden Formen antreffen werden. In diesem Umstande sowie in dem einfachen Bau der Wände bewahrt das Nephridium mehr primitive Eigenschaften; durch die lange Kommunikation aber ist es in einer besonderen Richtung spezialisiert worden. Auch in dieser Hinsicht zeigt es Übereinstimmung mit den folgenden Formen.

Fam. Saxicavidae.

Die folgende Beschreibung bezieht sich auf *Saxicava rugosa* (Fig. 34). Sie stimmt mit *Solen* in der langgestreckten Form des Nephridiums überein. Auch hier fand ich nämlich ein longitudinal gestrecktes Nephridium. Der lange Perikardialschenkel beginnt mit einem kurzen Wimpertrichter, streckt sich gerade nach hinten an der ventralen Seite des distalen Abschnittes, von dem es nach innen, oben und außen umlagert wird, und mündet in das hintere Ende desselben. Der Wimpertrichter tritt aus den lateralen Teilen des Perikardiums heraus und zwar von dem vorderen Ende derselben, wo sein Fundus liegt. Das Nephridium liegt infolgedessen unter dem Perikardium. Dazu ist es ganz oberhalb der Fußretraktoren ausgebreitet.

Die distalen Schenkel des Nephridiums sind weiträumig, ziemlich reichlich lobiert und der Länge nach in zwei Teile gespalten, von denen der eine median, der andre lateral von dem Perikardialschenkel liegt. Der laterale Teil mündet nach außen an der hinteren Wand des Sinus urogenitalis; die Genitalöffnungen liegen an der vorderen.

Fam. Pholadidae.

Egger (1887) hat die Nephridien nebst der übrigen Anatomie von drei hierher gehörenden Formen beschrieben, nämlich *Pholas dactylus*, *Pholadidea* sp., und *Jouannetia Cumingii*. Bei den beiden erstgenannten Formen, die in der Hauptsache einander ähnlich sind, liegt das Nephridium als eine rückwärts gerichtete Schlinge unter dem hinteren Schließmuskel; das Perikardium streckt nämlich seine Spitze, von der die Wimpertrichter heraustreten, unter ihn hinein. Die Außensäcke kommunizieren miteinander und zeigen eine durch Falten oder Drüseneinstülpungen komplizierte Wand, die mit exkretorischen Zellen ausgekleidet ist. Bei *Pholas* ist die Wand wie normal gefaltet, bei *Pholadidea* dagegen stehen die Epithelzellen zu acinösen Drüsen zusammengedrängt, deren inneres Lumen Konkremente enthält, während solche innerhalb der Zellen fehlen. Bei *Pholas* hat Egger keine Konkretionen gefunden. Die äußeren Nephridialöffnungen liegen außerhalb und dicht hinter den inneren und werden aus einem kurzen Ureter gebildet. Bei beiden dieser Formen liegen die Fußretraktoren an der äußeren Seite der Nephridien, was mit ihrer weit nach hinten gerückten Lage zusammenhängt.

Über die Homologisierung der Nephridialabteilungen mit denjenigen der »typischen« *Anodonta* sagt Egger folgendes (l. c. S. 164): »In physiologischer Beziehung findet insofern eine Abweichung statt, als nicht die mit dem Herzbeutel direkt in Verbindung stehende Abteilung (Höhle), sondern die nach außen mündende (Vorhöhle) die eigentliche Drüsenfunktion übernommen hat. Das Drüsenepithel ist also gewissermaßen an eine andere Stelle des Nierenschlauches verlagert.« Wie wir aber schon gesehen haben, ist es gerade *Anodonta*, die einen abweichenden Bau zeigt; die fraglichen von EGGER beschriebenen Nephridien sind in histologischer Hinsicht typisch gestaltet.

Bei *Jouannetia* sind die Nephridien auch nach hinten unter den Schließmuskel verschoben. Hier ist aber ihr Bau insofern verändert worden, als sie die Schlingenform nicht wiedererkennen lassen. Vielmehr bilden sie hier ein Paar ineinander sich öffnender Säcke, die Divertikel nach vorn seitlich nach der unteren Spitze des Perikardiums senden und eine Volumenvergrößerung zeigen, die durch Druck und damit zusammenhängende Lageveränderungen entstanden ist. Man findet jedoch die typischen Teile wieder. Die Wimpertrichter und die Nephroprokte liegen vorn und in normaler Lage zueinander. Das Nephridium zeigt also dieselbe Hauptform und Organisation wie innerhalb vieler andrer zu Eulamellibranchia gerechneten Familien, wo es sackförmig erweitert ist, und darum ist, wie nachher gezeigt werden soll, die Auffassung EGGERS unrichtig, die er in diesen Worten ausspricht: »Zwar sind auch hier den Organteilen von *Pholadidea* gleichwertige Stücke vorhanden, allein ihre relative Lage und Ausdehnung sind von der allgemeinen Verkürzung des ganzen Körpers stark beeinflußt, so daß, abgesehen von der Komplikation durch neu hinzugetretene Partien, eine Zurückführung auf den zusammengelegten Schlauch unmöglich wird.«

Fam. Teredinidae.

Die Nephridien von *Teredo* sind zuerst von PELSENEER (1891), dann von BEUK (1899) genau beschrieben worden. Die Lage, die sie bei dieser Form einnehmen, ist eine sehr eigentümliche, indem sie dorsal von dem Perikardium und hinter dem Adductor posterior sich ausdehnen. Die anatomische Organisation im allgemeinen zeigt bei *Teredo* große Abweichungen, die jedoch leicht durch sekundäre Lageveränderungen erklärt werden können, und BEUK ist der Meinung, daß die abweichende Lage des Nephridiums durch Drehung in der Sagittalebene um 180° von einer normalen Anfangslage ventral zum Herzbeutel, wie bei *Anodonta*, hervorgegangen ist.

Jedes Nephridium bildet eine von hinten nach vorn gerichtete Schlinge, wo man einen perikardialen oder proximalen und einen distalen Schenkel unterscheiden kann. Diese gehen dicht hinter dem Schließmuskel ineinander über. BEUK homologisiert diese Teile mit dem Nierensack bzw. dem Nierengang bei *Anodonta*, doch mit der Bemerkung, daß die Epithelien invertiert sind, so daß bei *Teredo* das exkretorische Epithel nur in der distalen Partie vorkommt, während der Proximalschenkel Flimmerepithel enthält. Eine Homologisierung ist aber wohlberechtigt, wenn man nur die bei *Anodonta* vorhandenen Abweichungen berücksichtigt.

Die distalen Schenkel verlaufen in ihrer ganzen Länge parallel, ohne miteinander in gegenseitige Kommunikation zu treten. Die Nephroprokte liegen gleich wie die Wimpertrichter in dem hintersten Ende des Nephridiums; diese gehen von den lateralen Spitzen des Perikardiums aus; jene münden median; die Endabschnitte der betreffenden Schenkel kreuzen daher einander. Hinsichtlich der Lage der Schenkel zueinander unterscheidet BEUK zwei Formen, je nachdem die Proximalschenkel median zwischen den distalen Schenkeln (bei der Neapelform) oder ventral zu ihnen liegen (bei der Form aus Triest). Eine mediane Lage nehmen sie auch, wie ich gefunden habe, bei *Teredo navalis* von der schwedischen Westküste ein.

Die äußeren Nephridialmündungen sind zu langen Ureteren ausgebildet, und diese münden in weiter Entfernung von den Genitalorganen.

Als Ausgangsstadium des *Teredo*-Nephridiums nimmt BEUK, wie oben gesagt, ein ventral zum Perikardium verlagertes Nephridium an, das um 180° gedreht worden ist. Eine solche Drehung wird auch verständlich, wie BEUK überzeugend zeigt, wenn man von einer Lage wie bei *Pholadidea* ausgeht und sich denkt, daß das Nephridium samt dem Perikardium eine noch weitergehende Verschiebung nach rückwärts erlitten hat. Diese Verschiebung hat die ursprünglich vorderen Teile vor den anderen getroffen, so daß schließlich eine Umschlagung stattgefunden hat. Da die Nephridien der höheren Muscheln aber normal hinter dem Perikardium verlagert sind, hat man in einer solchen Lage das Ausgangsstadium zu suchen und nicht bei *Anodonta*, wie BEUK meint, wo es sicherlich sekundär erworben ist.

Fam. Pandoridae.

Zu der Unterordnung Anatinacea, die durch die starke Zusammenwachsung des Mantels charakterisiert ist, sowie durch die getrennten männlichen und weiblichen Geschlechtsöffnungen der immer hermaphroditen Formen, werden die Familien Pandoridae, Lyonsiidae und Anatinidae hingeführt.

Als Repräsentant der erstgenannten habe ich *Pandora glacialis* aus Spitzbergen untersucht und dabei die folgenden Organisationsverhältnisse konstatiert (vgl. Fig. 35).

Die Nephridien liegen zwischen dem Perikardium und dem hinteren Schließmuskel eingepreßt und umschließen vollständig die schwachen divergierenden Fußretraktoren. Infolge irgend eines von vorn her wirkenden Druckes sind sie in dorsoventraler Richtung hinaufgepreßt worden. Der proximale Schenkel kommt mit einem ziemlich langen Wimpertrichter aus dem unteren lateralen Horn des Perikardiums (aber nicht aus seiner untersten Spitze) heraus, streckt sich als ein langer und enger Kanal nach oben an der medianen Seite des distalen Schenkels, in den er schließlich oben mündet. Er wird, wie es gewöhnlich der Fall ist, mit Flimmerepithel ausgekleidet. Die weiteren, aber auch der Länge nach gestreckten Außenschenkel stehen miteinander in einer Verbindung, die sich über ihre ganze Partie oberhalb der Perikardialschenkel streckt. Sie zeigen nur in geringem Grad lobierte Wände

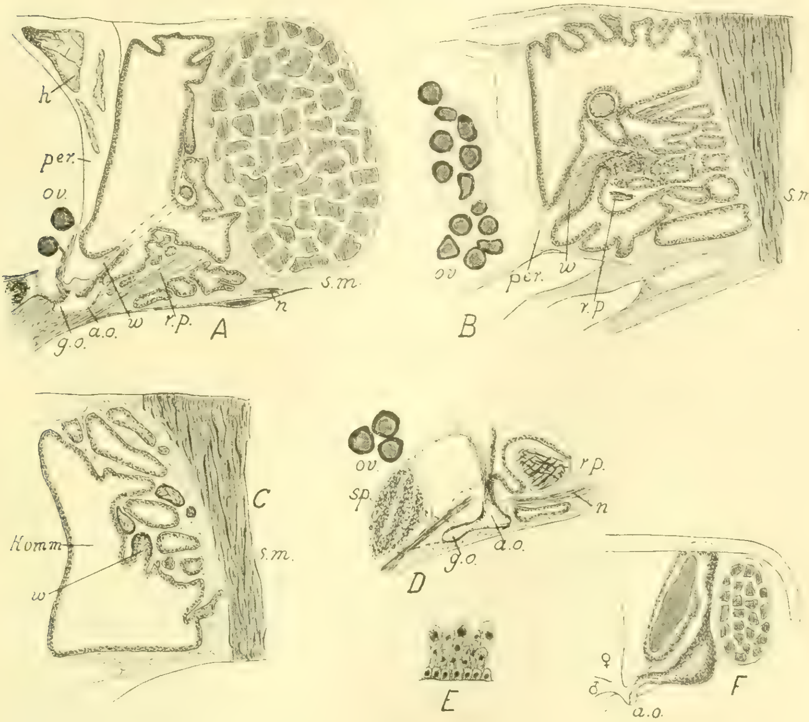


Fig. 35.

Pandora glacialis. *A*. Sagittalschnitt durch den Wimpertrichter und die äußere Nephridial- und Genitalöffnung. *B*. Transversalschnitt durch den Wimpertrichter. *C*. Dass. durch die Einmündungsstelle des Proximalschenkels in den distalen Schenkel. *D*. Dass. durch die äußere Nephridialöffnung. *E*. Epithelzellen aus der Wand des distalen Schenkels. *F*. Habitusbild des rechten Nephridiums.

und münden unmittelbar außen und unter den Wimpertrichtern in kurzem Abstand hinter den Genitalorganen. Die vorliegende Art weicht von den übrigen zur Unterordnung Anatinacea gehörenden darin ab, daß die männlichen und die weiblichen Genitalgänge eine gemeinsame Öffnung haben.

Fam. Lyonsiidae.

Bei *Lyonsia norvegica*, die zuerst von Pelseneer (1891), hier auch von mir untersucht worden ist, sind die Nephridien ein Paar langgestreckter Säcke, die sich in longitudinaler Richtung zwischen dem Perikardium und dem hinteren Schließmuskel vorfinden (Fig. 36). Die Wimpertrichter treten lateral aus dem unteren Ende des Perikardiums heraus. Sie sind weite Tuben von beträchtlicher Länge (etwa ein Drittel des ganzen Nephridiums einnehmend), und werden nach hinten zu einem sehr engen Kanal verdrängt, der den Hauptteil des proximalen Schenkels bildet. Er streckt sich an der medianen Seite des distalen Schenkels bis zu dem hinteren Ende des Nephridiums, wo er in den Außenschenkel mündet. Dieser ist bedeutend weiter und steht seiner ganzen Länge nach über den Proximalschenkeln mit seinem Nachbar in Kommunikation. Die Wände des Aussenschenkels sind verhältnismäßig glatt, in den unteren und den äußeren Partien aber ziemlich stark lobiert, auch ist hier das Epithel mit großen Konkretionen konzentrischer Struktur vollbesetzt. In den ebenen Partien sind die Konkremente kleiner, obgleich das Epithel auch hier exkretorisch ist. Die äußeren Nephridialmündungen liegen außerhalb der Nephrostome und sind von den Genitalöffnungen getrennt; die weibliche Öffnung liegt dem Nephroprokt am nächsten.

Das Nephridium von *Lyonsia* gleicht also hauptsächlich demjenigen von *Pandora*, obgleich die Lage bei der letzteren nicht die normale ist. Bei *Pandora* sind die inneren Organe infolge der starken Abplattung des Körpers in lateraler Richtung mehr in der Längsrichtung nach hinten zusammengedrängt worden; der dadurch entstandene Druck hat die Einwirkung auf das Nephridium gehabt, daß dieses um 90° gedreht worden ist (vgl. *Scrobicularia* und *Mactra*). *Lyonsia* dagegen ist einer solchen inneren Umlagerung nicht ausgesetzt gewesen; diese Art hat die aufgeblasene Form des Körpers und damit auch eine ursprünglichere Lage der Nephridien beibehalten.

Bei *Lyonsiella abyssicola* findet Pelseneer (1891) Nephridien, die im wesentlichen denjenigen von *Lyonsia* ähnlich sind. Doch findet sich eine gewisse Eigentümlichkeit in ihrer Verlängerung nach vorn, »jusque vers les ganglions cérébraux, ou ils baignent librement dans les lacunes branchiales afférentes.«

Fam. Anatinidae.

Thracia papyracea von der schwedischen Westküste stimmt am nächsten mit den eben beschriebenen Formen überein (Fig. 37).

Die Nephridien liegen longitudinal gestreckt zwischen dem Peri-

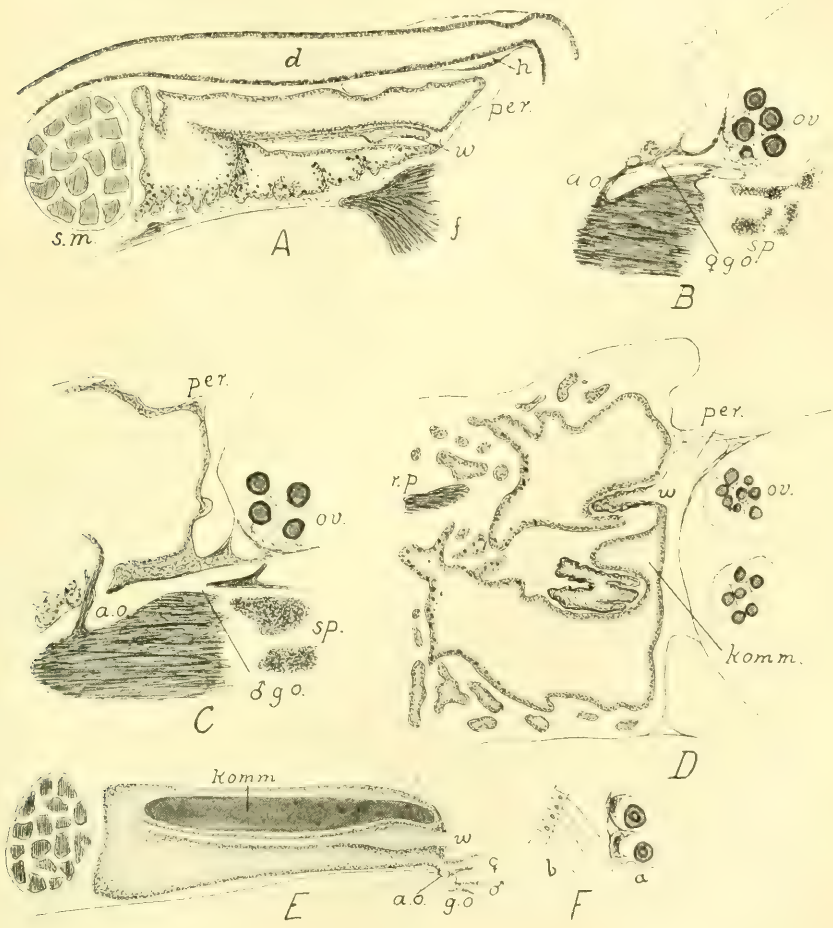


Fig. 36.

Lyonsia norvegica. *A.* Sagittalschnitt durch den Wimpertrichter nahe an dessen Mündung in das Perikard. *B.* Dass. durch die äußere Nephridial- und die weibliche Genitalöffnung. *C.* Dass. durch die vereinigten Nephridial- und Gonadöffnungen und durch die davon getrennte männliche Geschlechtsöffnung. *D.* Transversalschnitt durch die Wimpertrichter. *E.* Habitusbild des linken Nephridiums. *F.* Epithel aus der Wand des distalen (*a*) und des proximalen (*b*) Schenkels.

kardium und dem hinteren Schließmuskel. Sie bestehen aus einem langgestreckten Perikardialschenkel, der mit einem langen und schmalen Wimpertrichter beginnt, hinter dem er sich etwas erweitert, um sich dann wieder zu verengen und schließlich in das hintere Ende des distalen Schenkels einzumünden. Auch der letztere ist langgestreckt, aber bedeutend erweitert und bedeckt völlig den perikardialen. Die Außenschenkel stehen durch eine lange Spalte miteinander in Kommunikation, die dorsal von den Wimpertrichtern belegen ist. Ihre Wände sind stark gefaltet und mit exkretorischem Epithel bekleidet, das stark mit Konkretionen gefüllt ist. Die Nephrostome liegen nach der Medianebene hin verschoben, die Nephroprokte dagegen wie gewöhnlich lateral zu diesen und führen in den Sinus urogenitalis hinaus, wo die Genitalöffnungen sich befinden. Die Muschel ist wie alle Anatinacea hermaphroditisch und hat für die männlichen und die weiblichen Geschlechtsgänge getrennte Öffnungen; die weibliche liegt auch hier wie bei *Lyonsia* dem Nephroprokte am nächsten (doch etwas mehr median als dieser); die männliche liegt unter und lateral zu der weiblichen.

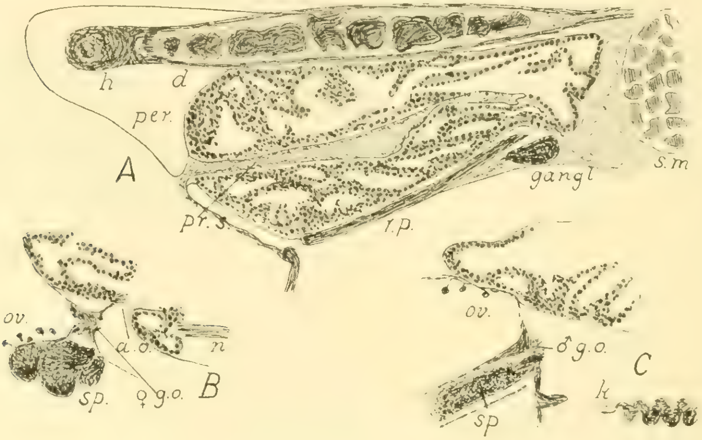


Fig. 37.

Thracia papyracea. *A.* Sagittalschnitt durch den Wimpertrichter. *B.* Dass. durch die äußere Nephridialöffnung. *C.* Dass. durch die männliche Genitalöffnung.

Die sehr unbedeutenden Fußretraktoren dehnen sich ganz ventral von den Nephridien aus.

Bei *Aspergillum dichotomum* (zu der nahe verwandten Fam. Clavagellidae gehörend) hat Lacaze-Duthiers (1883) ein sehr ähnliches Nephridium beschrieben, das sich aber darin von *Thracia* unterscheidet, daß der Nephroprokt nahe an der männlichen Geschlechtsöffnung liegt.

Septibranchia.

Unter den Lamellibranchien kommt eine geringe Zahl von Formen vor, wo die Kiemen wesentliche Abweichungen von dem typischen Bau aufweisen. Die Mantelhöhle wird nämlich durch ein horizontales Septum, das als Homologon der Kiemen aufgefaßt wird, in eine untere und eine obere Etage geteilt. PELSENEER stellt daher für diese Formen eine besondere Ordnung, Septibranchia, auf. Die Selbständigkeit dieser Ordnung ist jedoch von andern Seiten angefochten worden, da der anatomische Bau in vielen Charakteren nicht wesentlich von dem der typischen Eulamellibranchien sich unterscheidet. Spätere Untersuchungen von GROBBEN (1893) haben auch betreffend das Nephridium zu dem Resultat geführt, daß dieses bei dem hierher gehörenden *Cuspidaria* (*Neaera*) *cuspidata* sich typisch verhält. Dasselbe habe ich auch bei *C. obesa* und *C. rostrata* gefunden.

Über die Lage des Nephridiums sagt GROBBEN: »Während sich die Niere der Lamellibranchiaten in der Regel von dem hinteren Adductor nach vorn unter den Perikardialraum erstreckt, so daß der größte Teil dieses Organs vom Perikardium dorsal bedeckt wird, liegt dieselbe bei unsrer Form hinter dem Perikardialraum, zwischen diesem und dem hinteren Retraktor. Diese Lage ist aus einer Streckung des hinteren Körperabschnittes zu erklären.«

GROBBEN nimmt also fehlerhaft an, daß der *Anodonta*-Typus eine primitive Lage vertritt, was aber nicht der Fall ist, da fast alle die von uns bis jetzt untersuchten Muscheln eine posteriore Lage des Nephridiums zeigen, das also typisch aufzufassen ist, wonach *Anodonta* dagegen hergeleitet zu sein scheint. Wie die Forscher allgemein tun, sucht auch GROBBEN das vorliegende Nephridium mit demjenigen von *Anodonta* zu homologisieren. Er sagt: »Ein Vergleich der Niere von *Cuspidaria cuspidata* mit jener der Najaden (*Unio*, *Anodonta*), die wohl am besten bekannt sein dürfte, zeigt die volle Übereinstimmung beider .... Bei *Cuspidaria cuspidata* sind die beiden Nierenschenkel im Vergleich mit den bei den Najaden vorkommenden Verhältnissen sehr ungleich entwickelt, der ventrale schmal kanalartig, der dorsale dagegen breit und sackartig.« GROBBEN führt also richtig das *Cuspidaria*-Nephridium auf die einfachere Schlinge zurück.

Ferner ist der Außensack, der dorsal über und größtenteils außer dem Perikardialgang liegt, in seiner hinteren Wand gefaltet und lobiert und dazu in seiner ganzen Ausdehnung mit exkretorischem Epithel ausgekleidet; der Perikardialgang hat dagegen zylindrisches Cilienepithel.

Nimmt man dazu die Umstände, daß die äußeren Nephridialöffnungen außerhalb der Nephrostome sich befinden, daß diese annähernd median aus dem Perikardialraum hervortreten, daß die Außenschenkel vorn über den Wimpertrichtern miteinander kommunizieren, so hat man in diesem Nephridium eine typische Eulamellibranchiatenniere zu erkennen. Wenn man dazu die Tatsache berücksichtigt, daß die Außensäcke einen nach vorn gerichteten Lobus an der lateralen Seite des Herzbeutels heraussenden, so findet man hierin eine Erinnerung an *Astarte* und *Cardita.*

Bei *Poromya* hat PELSENEER (1891) ein ähnliches, also normal gebautes Nephridium beschrieben, das auch durch einen nach vorn gestreckten Lobus mit demjenigen von *Cuspidaria* übereinstimmt.

Bei den Septibranchien findet sich also ein typisch ausgebildetes Nephridium, das keine solchen Charaktere aufweist, daß es zur Aufstellung einer besonderen Ordnung für *Cuspidaria* und verwandte Formen veranlassen kann, was auch GROBBEN für die gesamte Organisation nachgewiesen hat.

II. Vergleichender Teil.

1. Der phylogenetische Zusammenhang der Nephridiumtypen.

In der vorhergehenden Abteilung dieser Arbeit sind die verschiedenen Formen beschrieben worden, in denen das Nephridium bei den Lamellibranchien auftritt. Es wird nun unsre Aufgabe sein, diese nach dem genetischen Zusammenhang zu ordnen zu versuchen und ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu ermitteln.

Zu diesem Zweck müssen also die Umstände in Betracht kommen, die wir bei den einzelnen Typen erwähnt haben, nämlich die Lage, die Form, der anatomische und histologische Bau und die Beziehung zu den Genitalorganen. Schließlich hat man auch die embryologischen Tatsachen zu berücksichtigen, die bis jetzt über das Nephridium vorliegen.

Die Lage.

Im allgemeinen nimmt das Nephridium den Raum zwischen dem Perikardium und dem hinteren Schließmuskel ein. Hier streckt es sich gewöhnlich longitudinal derart aus, daß die äußeren Mündungen nach vorn liegen und das hintere Ende des Nephridiums an den Adductor stößt. Da diese Lage innerhalb vieler differenten Gruppen herrscht, hat man sie als eine für diese normale Grund- oder Ausgangslage aufzufassen. Wenn also innerhalb dieser Gruppen Formen angetroffen werden, die eine abweichende Lage des Nephridiums zu dem Perikardium oder eine Ausdehnung in andrer Richtung zeigen, müssen diese Verhältnisse als sekundär erworbene Eigenschaften gelten, die durch Umlagerung von der genannten Ausgangslage aus zu erklären sind.

Es gibt aber zwei Gruppen von Muscheln, wo die Nephridien eine andre Lage zum Perikardium einnehmen. Bei den meisten Protobranchia und bei der Mehrzahl der Pseudolamellibranchia liegen die Nephridien zum Teil vor, zum Teil unter dem Herzbeutel und öffnen sich in diesen und nach außen in der hinteren Partie des Organes, so daß hier die Öffnungen nicht anterior, sondern posterior gelegen sind. Von Interesse ist, daß auch unter den Filibranchien eine derartige Lage deutlich bei den Anomiiden vorhanden ist.

Diese zwei entgegengesetzten Lagerungsverhältnisse kommen schon bei den Protobranchiaten zum Vorschein, denn wir finden hier die letztgenannte Lage bei den Nuculiden, eine nach hinten gerichtete Ausdehnung dagegen bei *Solemya.*

Da diese extremen Fälle also schon bei den als ursprünglich angesehenen Muscheln vorkommen, stellt sich die Frage ein, was in dieser Hinsicht primär ist.

Man hat dabei drei Möglichkeiten als Grundform anzunehmen: 1. die posteriore Lage mit vorwärts gerichteten Mündungen; 2. die antero-inferiore Lage mit rückwärts gerichteten Mündungen; 3. eine intermediäre Lage.

1. Wenn man von der ersten Annahme ausgeht, erhält man die Konsequenz, daß *Solemya* ein primitives, die Nuculiden ein sekundäres Verhalten repräsentieren. Dagegen spricht aber die Tatsache, daß *Solemya* in vielen Hinsichten spezialisiert ist, weshalb die Vermutung nahe an der Hand liegt, dass auch die Nephridien dabei Abänderungen unterworfen worden sind. Gegen diese Annahme kann man auch die wichtige Tatsache anführen, daß bei den primitiven Mollusken (Amphineuren) immer eine anteriore Lage der Nephridien und eine posteriore ihrer Mündungen vorhanden ist.

2. und 3. Diese letzten Annahmen haben, aus den oben genannten Gründen, die größte Wahrscheinlichkeit für sich. Es spielt dabei nur eine untergeordnete Rolle, ob man die zweite oder dritte Möglichkeit als Ausgangsstadium annimmt, denn sie sind in der Hinsicht miteinander übereinstimmend, daß sie beide eine inferiore Lage voraussetzen. Die intermediäre muß eine ganz inferiore sein; die zweite Alternative führt dazu noch eine teilweise anteriore ein. Wie wir unten bei der Be-

sprechung der Form sehen werden, repräsentieren die Nuculiden eine gewisse Spezialisation; wenn man diese zum Grundplan zurückzuführen sucht, ergibt sich als Resultat eine einfachere Gestalt und eine ganz inferiore Lage.

Wir müssen also annehmen, daß eine zum Perikardium inferiore Lage der Nephridien mit nach hinten gerichteten Mündungen bei den Muscheln das Grundstadium der Niere repräsentiert.

Aus diesem ist dann die Entwicklung nach zwei Richtungen hin vor sich gegangen, so daß sie einerseits eine teilweise Verlagerung nach vorn, anderseits eine völlige Umplazierung nach hinten vom Perikardium zustande gebracht hat.

Auch STEMPELL kommt zu dem Resultat, daß die Lage der *Solemya*-Niere durch einen Verlagerungsprozeß sekundär entstanden ist.

Wir wollen jetzt untersuchen, in welcher Weise diese Umlagerungen stattgefunden haben.

Sowohl PELSENEER als STEMPELL nehmen an, daß das Nephridium der höheren Muscheln (mit posteriorer Lage der Nieren) durch Auswachsen nach rückwärts aus dem Nuculidennephridium sich entwickelt hat.

Wir müssen aber hier die Beschränkung einfügen, daß viele Pseudolamellibranchien noch die Nuculidenlage beibehalten. Hier liegen nämlich die Nephridien vielfach antero-inferior zu dem Perikardium (vgl. *Lima*, *Pecten*).

Gerade in dieser Gruppe finden wir aber Abweichungen von diesem ursprünglicheren Lageverhältnis und zwar bei den Aviculiden und bei *Ostrea*. Die Nieren sind hier nach hinten zu verschoben, und ihre Öffnungen liegen gegen das vordere Ende. *Avicula* und *Meleagrina* zeigen in dem Sinne noch ursprüngliche Charaktere, daß die Verlagerung der Öffnungen nach vorn nicht ganz vollendet ist, und daß noch ein Teil des Nephridiums vor dem Perikardium sich erstreckt. Bei *Pinna* dagegen liegt kein Teil des Nephridiums mehr vor dem Perikardium. Es behält bei dieser Form freilich noch eine inferiore Lage, aber durch die vorn verlagerten Mündungen erinnert es viel an das posterior verlagerte Nephridium der höheren Lamellibranchien. Wir erblicken also in *Pinna* (wie auch in *Ostrea* und *Avicula* in einigen Hinsichten) ein Stadium in der Lage der Nephridien, das den Übergang von niedrigeren zu höheren Typen vermittelt.

Wenn wir die Ursache dieser Verlagerung zu ermitteln suchen, so finden wir diese bedeutende Verschiedenheit wahrscheinlich mit der mächtigen Entwicklung der Fußretraktoren zusammengehörend, die bei sämtlichen Aviculiden sich vorfindet. Die Nephridien liegen an der äußeren Seite der Retraktoren, welche also von einer Ausgangslage wie bei *Nucula* oder *Lima* (vgl. Fig. 38) zwischen den Nephridien gedrungen sind und dabei diese lateralwärts gepreßt haben, so daß sie ihren definitiven Platz außerhalb der Retraktoren gefunden haben. Die Tatsache, daß bei *Ostrea*, wo der Fuß rudimentär ist, dieselbe Lage vorhanden ist, dürfte als Beweis einer Abstammung von *Avicula*-ähnlichen Vorfahren gedeutet werden (vgl. JACKSON 1890).

Bei der fraglichen Umlagerung hat vielleicht die Zwischenlagerung andrer Organe, wie Leber und Geschlechtsdrüsen, mitgewirkt. Schon bei den Protobranchien haben wir oben eine Verschiebung der Nephridien nach außen und hinten konstatiert im Zusammenhang mit einer Verbreitung der Leber usw. Die Umlagerung ist bei den Aviculiden so weit gegangen, daß das Nephridium schließlich seine teilweise anteriore Lage aufgegeben hat (*Pinna*). Daß bei *Pinna* die äußeren Öffnungen sekundär nach vorn verlagert worden sind, ist eine Erscheinung, welche bei den Ostreiden, den Pectiniden und den Aviculiden schrittweise verfolgt werden kann.

Wenn wir hinsichtlich der Lage des Nephridiums *Pinna* mit andern Muscheln vergleichen, finden wir eine augenfällige Ähnlichkeit mit den Mytiliden. Gerade hier sind die Nephridien außerhalb der großen Fußretraktoren lateral verlagert, es bestehen aber zwei wichtige Unterschiede gegenüber *Pinna*, nämlich eine posteriore Lage der Mündungen und dazu noch eine teilweise anteriore Lage des Nephridiums. Dieses erstreckt sich nämlich weit nach vorn an den Seiten des Körpers und vor dem Perikardium hin.

Derselbe Umstand, den wir bei den Aviculiden als Ursache der Lageveränderung angaben, nämlich die starke Entwicklung der Fußretraktoren, findet sich auch bei den Mytiliden vor. Hier hat sich aber noch die teilweise anteriore Lage der Nephridien und die posteriore Stellung der Nephridialmündungen erhalten, wie bei *Ostrea* und *Pecten*, und die Mytiliden repräsentieren somit ursprünglichere Lagerungsverhältnisse als *Pinna*. *Avicula* steht in der letzten Hinsicht als Übergangsstadium zwischen *Mytilus* und *Pinna*.

In den genannten Fällen können wir also eine einheitliche Ursache der Umlagerung vermuten in der starken Entwicklung der Fußretraktoren und der Hand in Hand damit gehenden Rückwärtspressung der Nephridien. Nach dem letzten Prinzipe kann auch die Entstehung der posterioren Lage bei den höheren Muscheln erklärt werden. Bei den Filibranchien *Arca* und *Trigonia*, die einen ursprünglicheren Typus als die andern repräsentieren, sowie bei vielen andern Formen, liegen die Nieren lateral von den Fußretraktoren.

Daß bei den höheren Muscheln diese Umlagerung wahrscheinlich in derselben Weise wie bei den Pseudolamellibranchien vor sich gegangen ist, werden wir unten finden. Dieser Vorgang bleibt aber hier hypothetisch, denn eine zusammenhängende Serie von empirischen Stadien kann nicht aufgestellt werden, da bei allen rezenten Formen die endliche posteriore Lage schon erreicht ist. Hier muß aber hervorgehoben werden, daß diese Lage allerdings nicht so aufgefaßt werden kann, als wäre sie direkt durch Ausbildung nach rückwärts des Nuculidennephridiums entstanden, denn die Lage der Schenkel und der Mündungen zueinander und die gegenseitige Kommunikation legen einer solchen Auffassung viele Schwierigkeiten in den Weg. Man muß als Ausgangsstadium eine frühere Form aufstellen, wo die Lage der Schenkel und der Mündungen zueinander die entgegengesetzte ist, so daß der proximale vor oder median vom distalen liegt, oder man kann als Ausgangslage ein *Avicula*-ähnliches Nephridium annehmen.

Schon bei niedrigen Typen hat sich die Umlagerung bis zur posterioren Lage vollzogen. *Solemya* hat dies bereits erreicht, und daher muß man diesen Prozeß in die Zeit der Vorfahren der heutigen Protobranchien verlegen. Die Arcacea repräsentieren noch ziemlich ursprüngliche Verhältnisse, da hier die Nieren ganz lateral von den Fußretraktoren liegen. Bei höheren Formen wird diese Lage in der Hinsicht geändert, daß die Nephridien an die vordere oder die obere Seite der Fußretraktoren sich lagern oder sich dazwischen einschieben bis zur völlig medianen Lage (vgl. Fig. 38).

Dabei behalten die Nephridien meistens noch ihre longitudinale Ausdehnung, so daß die Öffnungen nach vorn, das übrige Organ aber nach hinten gerichtet liegt. Eine abweichende Lage und Ausdehnung wird bei vielen Formen angetroffen, indem das Nephridium sich entweder unterhalb des Perikardiums streckt (durch Ausdehnung desselben nach hinten) oder in dorsoventraler Richtung hinter demselben sich emporhebt, oder sogar oberhalb des Herzbeutels teilweise (*Axinus*) oder ganz (*Teredo*) verlagert wird. Alle diese Verschiedenheiten der Lage und der damit in engster Beziehung stehenden Gestalt sind durch Umlagerung aus der posterioren Ausgangslage zu erklären.

Durch die Verlängerung des hinteren Körperabschnittes sind solche Typen wie *Anodonta* und *Teredo* hervorgegangen. Bei den Unioniden variiert die Form des Körpers in hohem Grade von gestreckt elliptisch bis kreisrund. Unioniden von mehr gedrungener Form behalten wahr-

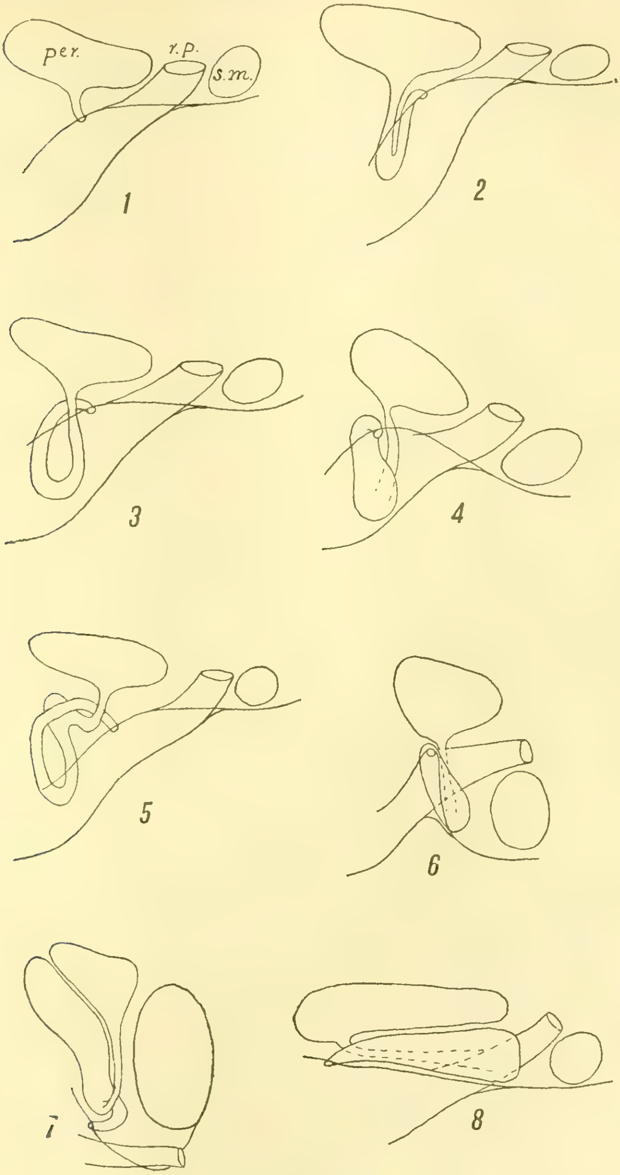


Fig. 38.

Versuch einer Erklärung der Form und Lage der niedrigsten Nephridientypen. 1) Einfachste Form und Lage (hypothetisch). 2) und 3) Successive Stadien der Weiterentwicklung (hypothetisch; pränuculider Typus). 4) Prä-*Arca*-Typus, durch Drehung aus 2) hervorgegangen. 5) *Nucula*-Typus, durch Komplizierung aus 3) hervorgegangen. 6) *Arca*-Typus, durch Lageänderung aus 4) hervorgegangen. 7) *Lima*-Typus, durch Verschmelzung und Dehnung aus 5) hervorgegangen. 8) *Anodonta*-Typus, durch Lageänderung aus 6) hervorgegangen. Linkes Nephridium überall gezeichnet.

scheinlich mehr gedrungene Nieren, und von solchen dürften die gestreckten Formen abzuleiten sein. Die Verlängerung der hinteren Partie hat sowohl das Perikardium als das Nephridium umfaßt, wobei sie dorsoventral zu einander zu liegen gekommen sind. Leider hat kein Material von kurzen Unioniden zu meiner Verfügung gestanden, weshalb ich diese Vermutung nicht direkt und empirisch prüfen konnte.

Bei *Teredo* ist die abweichende Lage leichter durch innere Verschiebungen zu erklären. Die nächsten Verwandten (Fam. Pholadidae) zeigen eine mehr normale Lage, jedoch mit der eigentümlichen Modifikation, daß das Nephridium unter dem hinteren Adductor liegt, und diese Lage kann als Ausgangsstadium für *Teredo* angenommen werden, wonach dann die Veränderung erfolgt ist, die oben erörtert wurde. Die Ursache dieses Verlagerungsprozesses ist vielleicht in der Verlängerung des Magens zum holzaufnehmenden Coecum zu suchen, die nach Sigerfoos (1908) während der ontogenetischen Entwicklung stattfindet. Vielleicht wirken zur Erhöhung des inneren Druckes die Genitalorgane mit, indem diese, zufolge ihrer Vergrößerung an Volum bei der Reife, einen Gegenstand zu der Verengerung des Körpers liefern, so daß sie einen stärkeren Druck auf die umgebenden Organe ausüben, je mehr der Körper sich verengert. Dadurch sind das Perikardium und die Nephridien nach hinten unter den Schließmuskel verschoben, und endlich ist die Lage der *Teredo*-Nephridien entstanden.

In diesem Fall dürfte also die Lageveränderung auf den Druck innerhalb des Tieres zurückgeführt werden, der zufolge dem schnellen Zuwachs einiger Organe wegen der eigentümlichen Lebensweise entsteht. Schwieriger ist es zu entscheiden, ob auch bei den Unioniden die Genitalorgane eine Rolle in bezug auf die Verlängerung des Körpers gespielt haben, oder ob diese von andern Umständen herbeigeführt worden ist. Daß aber die Genitalorgane oder -produkte in vielen Fällen den Impuls zu einer Umlagerung gegeben haben, dafür liefern noch folgende Tatsachen weitere Stützen.

Wir haben bereits hervorgehoben, wie bei den Nuculiden eine Scheidung der Nephridien von dem Magen durch die Einlagerung der Leber und der Genitalorgane stattfindet. Bei *Axinus* ist auch eine Erweiterung der Genitalorgane vorhanden. Diese senden hier Loben in die Mantelhöhle hinaus. Da das Nephridium hier eine anormale Lage einnimmt, liegt es ja nahe anzunehmen, daß diese durch den von den Genitalorganen ausgeübten inneren Druck entstanden ist. Ob auch die Zusammenschiebung in longitudinaler Richtung bei *Scrobi-*

cularia, *Pandora* und *Mactra*, welche die dorsoventrale Verlagerung des Nephridiums verursacht hat, durch einen Zuwachs der Genitalorgane ihre Erklärung findet, oder ob sie als eine Kompensationserscheinung zu der Abplattung von den Seiten oder von andern Prozessen anzusehen ist, bleibe vorläufig dahingestellt.

Die gesamten Beispiele machen es wahrscheinlich, daß die Genitaldrüsen durch Druck auf die inneren Organe die gegenseitige Lage derselben und somit auch diejenige des Nephridiums beeinflussen können. Wie genannt können auch andre Druckverhältnisse bestehen als die von den Genitaldrüsen ausgeübten; daß diese aber speziell geeignet sind, solche hervorzurufen, ist aus dem Grunde ersichtlich, daß sie mehr als andre Körperteile starken Volumvergrößerungen unterworfen sind; man braucht nur eine jugendliche und eine geschlechtsreife Muschel zu vergleichen, um dieses einzusehen. Dasselbe gilt auch für die in den Kiemen oder in den Nephridien aufbewahrten Geschlechtsprodukte. In Fällen, wo die Embryonen innerhalb der Schalen des Muttertieres verbleiben, muß natürlich ihr Zuwachs eine ähnliche Wirkung mit sich bringen. Ein Beispiel dafür bietet die oben besprochene *Cyamium*-Art, die ihre Jungen in den Kiemen beherbergt. Viel deutlicher tritt aber diese Erscheinung bei den Gattungen *Sphaerium* und *Pisidium* auf, wo die Verschiedenheiten in der Lage der Nieren gerade von den Druckverhältnissen abhängig sind, die der Zuwachs der Embryonen ausübt. Bei diesen beiden Gattungen wird die Brut in die innere Kieme aufgenommen und verwahrt. Die größeren Sphaerien können natürlich in diesem Raum eine größere Zahl von Jungen beherbergen als die kleinen Pisidien, da bei jenen die relative Größe der Jungen eine geringere bleibt — wenn sie das Muttertier verlassen, sind sie $^1/_5$—$^1/_6$ von dessen Länge. Bei den Pisidien ist dagegen die relative Größe der Jungen bedeutend; man findet oft die Muschel von einem Dutzend vollgepfropft, und die größten erreichen fast die halbe Länge der Mutter. Es leuchtet ein, daß Embryonen von solchen Dimensionen einen bedeutend stärkeren Druck innerhalb des Muttertieres ausüben müssen, und als eine Folge davon ist bei den kleinen Pisidien eine Zusammenpressung in longitudinaler Richtung vor sich gegangen, die in der posterioren Lage der Umbonen und in der dorsoventralen und queren Ausdehnung des Nephridiums zum Ausdruck kommt. Die großen Pisidien verhalten sich in allen den genannten Hinsichten wie die Sphaerien.

Wir haben also gefunden, daß Abänderungen von der posterioren longitudinalen Lage der Nephridien von Umlagerungen und Verschiebungen abhängig sind. In vielen Fällen sind es die Genitalprodukte, die solche Umlagerungen verursacht haben; daß aber für solche kein einheitliches Prinzip in dem Zuwachs der Genitaldrüsen zugrunde liegt, ist bereits angedeutet, und übrigens fällt die Frage über diese Umlagerungsprozesse außerhalb des Planes der vorliegenden Arbeit.

Hinsichtlich der Lage der Nephridien lassen sich die Lamellibranchien in zwei Gruppen einordnen:

	Gruppe 1 Lage antero-inferior (oder lateral) von dem Perikardium; Mündungen posterior.	Gruppe 2 Lage posterior von dem Perikardium (oder davon ableitbar); Mündungen anterior.
Protobranchia	Nuculidae	Solemya
Filibranchia	Anomiidae, Mytilidae	Arcidae, Trigoniidae
Pseudolamellibranchia	sämtlich ohne Pinna	Pinna
Eulamellibranchia	keine	sämtlich
Septibranchia	keine	sämtlich

Die Gestalt.

Hand in Hand mit den Lageveränderungen gehen die Abänderungen in der Gestalt von dem Grundtypus aus. Aus dem großen Polymorphismus, dem das Nephridium unterliegt, gilt es jetzt, die ursprünglichen oder Grundformen herauszusuchen oder zu rekonstruieren und von solchen die verschiedenen Formen auf ihre Entwicklung zu verfolgen. Überall tritt uns die Schlingenform entgegen, obwohl oft in so undeutlicher und verwischter Ausbildung, daß eine Herleitung aus einer solchen Grundform bezweifelt werden kann. Wir haben schon unter der Annahme einer solchen Grundform die verschiedenen Typen behandelt; und wir werden finden, daß sie bei allen Typen wirklich die Grundform bildet. Damit steht in Übereinstimmung, daß das Nephridium aller niedrigen Mollusken (Amphineuren) diese Form ganz unverwischt bewahren.

Die beiden Schenkel dieser Schlinge kann man unter dem stärksten äußeren Formenwechsel überall, obschon nicht in ganz homologer Ausbildung wiederfinden. Es muß hier betont werden, daß die relativen Bezeichnungen »proximaler« und »distaler« Schenkel, die ich vielfach benutze, nicht immer als homologe Teile bezeichnend aufzufassen sind, denn sie scheinen von verschiedener Genese innerhalb der beiden eben behandelten Lagegruppen zu sein.

Schon eine oberflächliche Beobachtung lehrt, daß die höheren Muscheln (mit posteriorer Lage; Gruppe 2) die proximalen Schenkel median von den distalen haben, während in der zweiten Gruppe vielfach das Gegenteil vorherrscht (vgl. *Lima*). Doch sind die Nuculiden in dieser Hinsicht (scheinbar) mehr den höheren ähnlich, und auch bei *Pinna*, *Ostrea*, *Avicula* und den Mytiliden ergibt sich eine Übereinstimmung in dem median gelagerten Proximalschenkel.

Doch findet sich bei den Nuculiden eine hervorragende Charaktereigentümlichkeit, die sie in dieser Hinsicht als von den höheren abweichend darstellt. Denn der Perikardialschenkel tritt lateral aus dem Perikardium hervor, und die äußere Nephridialöffnung liegt medianwärts innerhalb dieses Schenkels. Ursprünglich muß also der Perikardialschenkel in seiner ganzen Ausdehnung lateral von dem Distalschenkel gelegen haben. Die Ähnlichkeit mit den höheren Formen ist also nur eine scheinbare, und es besteht in der Tat gute Übereinstimmung mit der Gruppe 1.

Dadurch, daß bei den Nuculiden die Nephridialöffnungen lateral bzw. median, die zugehörenden Schenkel dagegen median bzw. lateral liegen, kommt eine Kreuzung der Endabschnitte zustande, indem sich der Wimpertrichter unter dem Ureterabschnitt hinzieht. Eine solche kommt mit wenig Ausnahmen (Unionidae, Teredinidae) bei den höheren Muscheln nicht vor, und diese Ausnahmen sind sekundär entstanden.

Da die vielerwähnte Gruppe 1 hinsichtlich der Lage mit den Nuculiden übereinstimmt, kann man erwarten, daß auch andre gemeinsame Charaktere vorhanden sind. Die eigentümliche Kreuzung der Endabschnitte bei den Nuculiden scheint aber jedem Versuch zu einer Vergleichung zu trotzen.

Wenn man aber das Nephridium von *Lima* genau studiert, wird man die überraschende Erfahrung machen, daß hier in der Tat dieselbe Kreuzung vorkommt, obgleich sie sehr verwischt ist. Der distale »Außensack« entsendet nämlich einen Endabschnitt über den proximalen Schenkel und zwar nach hinten (vgl. Fig. 38, 7).

Damit sind die meisten Schwierigkeiten hinweggeräumt worden, die sich bis jetzt dem Problem über die Phylogenie der Nephridien entgegengestellt haben.

Denn wir sehen schon jetzt ein, daß das ganze *Lima*-Nephridium, soweit es seine Gestalt betrifft, sich leicht von dem *Nucula*-Nephridium herleiten läßt. Wenn man sich nur eine Streckung vorstellt, die in dorsoventraler Richtung erfolgt ist, so daß die beiden Nephridialöffnungen weit entfernt worden sind, so muß diese in einer Längenzunahme des proximalen Schenkels resultieren, und *Lima* hat einen sehr langen solchen. Wir sehen jetzt ein, daß auch die Lage direkt von den Nuculiden herstammt, und daraus ergibt sich der wichtige Schluß, daß die medianen, miteinander kommunizierenden Partien der Nephridien mit den mittleren, kommunizierenden Partien der Nuculidennephridien homolog sind.

Daraus ergibt sich ferner, daß bei *Lima* der ursprüngliche Proximalschenkel nur in der Anfangspartie seine Individualität beibehält, in der folgenden aber sich sackförmig erweitert und mit dem distalen Schenkel verschmilzt, der bei dem *Lima*-Nephridium nur durch den Mündungsabschnitt seine ursprüngliche, einfache Schlauchform wiedererkennen läßt.

Das *Lima*-Nephridium ist demnach durch Erweiterung des Proximalschenkels, durch dessen Verschmelzung mit dem Distalschenkel und durch Ausdehnung in dorsoventraler Richtung aus einem *Nucula*-ähnlichen Nephridium hervorgegangen.

Man kann hier ganz von dem bogenförmigen Verlauf des Außenschenkels der Nuculiden absehen und sich eine einfachere Schlinge denken. Das Nuculidennephridium würde nach dieser Betrachtungsweise in besonderer Richtung (durch Bogenbildung) spezialisiert und keineswegs primitiv sein, was gut mit den Befunden stimmt, die wir bei der Besprechung der Lage feststellen konnten.

Aus dem *Lima*-Nephridium entsteht durch weitere Abkürzungen und Erweiterungen das *Ostrea*- und das *Pecten*-Nephridium. Man kann das letztere in der Weise erklären, daß der Perikardialgang bei *Lima* mit dem Nephridialsack in seinem distalen Ende allmählich verschmolzen ist, und daß die beiden Endabschnitte dadurch ihre Kreuzung aufgegeben haben. Der Perikardialgang verläuft noch lateralwärts vom Nierensack. Der ursprüngliche distale Schenkel würde demnach bei *Pecten* einen Teil des oberen samt dem ganzen unteren Ende des Nephridiums bilden. Bei *Ostrea* bestehen noch Andeutungen an die bei *Lima* deutliche Kreuzung der Endabschnitte.

Bei dem *Anomia*-Nephridium herrschen gewisse Abweichungen von dem bei Lamellibranchien gewöhnlichen Verhalten; von diesen abgesehen und mit Berücksichtigung der antero-inferioren Lage und der Kommunikation vor dem Herzen (siehe darüber weiter unten), muß man es als ein Pseudolamellibranchien-Nephridium ansehen und in Übereinstimmung damit erklären. Das *Pecten*-Nephridium repräsentiert gegenüber *Anomia* einen weiteren Schritt zur Konzentration.

Wir finden also, daß bei den Pseudolamellibranchien der obere

Teil des »distalen Sackes« samt dem »Perikardialschenkel« mit dem ursprünglichen proximalen Schenkel homolog ist, und daß der unterste Teil des »distalen Sackes« den ursprünglichen distalen Schenkel repräsentiert; das übrige ist durch Verschmelzung beider entstanden.

Bei den Aviculiden, und besonders den Mytiliden, werden die ursprünglichen Formverhältnisse noch dadurch verändert, daß der Perikardialtrichter auf die mediane Seite des Nephridiums verlagert wird. Diese Verlagerung ist leicht durch eine Erweiterung des Nephridialsackes zu erklären. Bei *Mytilus* ist der Perikardialgang samt dem ober- und innerhalb dieses liegenden Abschnitt des Nephridiums mit dem ursprünglichen proximalen Schenkel, die übrige Niere mit dem Außensack bei *Avicula* homolog. Wir finden bei den Mytiliden eine Lage der Schenkel zueinander, die derselben bei den höheren Muscheln widerspricht. Diese Formen bilden also einen scheinbaren Übergang zu den höheren. Dies tritt auch deutlich bei *Pinna* hervor, wo die subkardialen Teile der Nephridien (= Teile der ursprünglich proximalen Schenkel) sich zurückbilden. Bei *Meleagrina* und *Avicula* behalten die Nephridien noch diese Teile gut entwickelt und bilden dadurch den Übergang zu dem normalen, z. B. *Pecten*-Nephridium.

Man fragt sich folglich, ob die Gesamtgestalt der Nephridien bei den höheren Muscheln möglicherweise aus derjenigen der Mytiliden oder mytilidenähnlicher Vorfahren hervorgegangen ist.

Um diese Frage zu entscheiden, müssen wir einen kurzen Rückblick auf den eben beschriebenen Entwicklungsgang werfen. Wir haben gefunden, daß den bisher genannten Formen das schlingenförmige Pränuculiden-Nephridium zugrunde liegt und daß dieses durch Erweiterung und Konzentration allmählich sackförmig geworden ist. Wenn wir nun die Mytiliden als Ausgangsformen der übrigen Typen annehmen, entsteht eine Schwierigkeit, wie wir die schlingenförmigen Nephridien der Unioniden, Sphaeriiden, Cyreniden usw., sowie die der Soleniden, Terediniden usw. erklären sollen. Aus einem Typus, der die schlingenförmige Gestalt aufgegeben hat, ist es nicht annehmbar, daß die ursprüngliche Form sich aufs neue zurückkonstruiert hat, und es ist natürlicher, diese letzte direkt aus der ersten Grundform herzuleiten.

Die kräftige Entwicklung des Perikardialschenkels der höheren Muscheln deutet darauf hin, daß sie nicht von Formen wie Mytilidae stammen, die einen fast rudimentären solchen besitzen, und wir müssen daher annehmen, daß den höheren Muscheln ein ursprünglicher Typus zugrunde liegt.

Diese Entwicklung dürfte einen andern Weg eingeschlagen haben als den eben geschilderten. Während wir oben von der Voraussetzung ausgingen, daß die äußeren und die inneren Endabschnitte der Nephridien sich kreuzten, finden wir höherauf keine solche Kreuzung vor. Überall liegt der distale Schenkel außerhalb des inneren und öffnet sich direkt nach außen. Es kommen freilich auch hier, wie oben erwähnt, Kreuzungen vor; diese sind aber sekundär erworben und durch Lageveränderungen der Schenkel zueinander entstanden. Denn die embryologischen Befunde haben aufs deutlichste gezeigt, daß bei den ersten Entwicklungsstadien eine regelmäßige Lage ohne Kreuzung vorkommt.

Ich habe schon bei der Diskussion der Lageveränderungen die verschiedene Weise angedeutet, auf welche diese sich bei den zwei dort erwähnten Gruppen abgespielt haben. Daß es sich bei den jetzt zu erörternden Formen um eine andre Lage der Nephridialschenkel zueinander handelt, wie dort ausgesprochen wurde, wird uns nun klarer. Durch eine solche wird nämlich eine Kreuzung vermieden und sowohl die Lage als die Gestalt der Nephridien kann auf diese Weise erklärt werden (vgl. Fig. 38).

Als Grundform des Nephridiums bei den Nuculiden und den Pseudolamellibranchien haben wir also eine Schlinge annehmen müssen, deren proximaler Schenkel außerhalb des distalen liegt. Für die übrigen Muscheln haben wir eine Form gefunden, wo der proximale Schenkel sich median von dem distalen befindet. Diese zwei verschiedenen Grundformen können auf ein gemeinsames Ausgangsstadium zurückgeführt werden, wenn man eine Schlinge annimmt, in welcher der erste Schenkel vor dem andern liegt. Bei den Solenogastriden findet sich eine solche Nephridiumform. Denken wir uns diese von vorn nach hinten zusammengedrückt, so ergibt sich als Resultat beide Muschelgrundformen, je nachdem der proximale oder distale Schenkel sich nach außen von dem andern legt (vgl. Fig. 38).

Wie bei den Nuculiden und den Pseudolamellibranchien unterliegt die genannte einfache Grundschlinge auch bei den übrigen Muscheln Veränderungen und Komplikationen in verschiedenen Richtungen.

Die Familien der Unioniden, Cyreniden, Cyrenelliden und Sphaeriiden zeigen alle diejenige Übereinstimmung, daß das Nephridium sich mehr oder weniger vollständig aufwindet, und durch diesen Charakter sind diese Familien so scharf von allen übrigen Muscheln getrennt, daß man nicht daran zweifeln kann sie in eine einheitliche genetische Gruppe zu vereinigen.

Wie oben gezeigt wurde, ist es bei dieser Gruppe der Proximalschenkel, der die erste Tendenz zur Bogenbildung zeigt. Eine ähnliche

Erscheinung kommt freilich bei den Nuculiden vor, äußert sich aber verschiedenartig und hat nichts mit dem Unioniden-Nephridium gemeinsam. Eine schwache Krümmung des proximalen Schenkels findet sich auch bei einigen andern Familien vor, z. B. den Tellinacea, ohne aber denselben Charakter wie bei der Unionidengruppe anzunehmen.

Wenn bei den genannten Familien die Schlingenform sich erhält, aber durch eine Aufwindung kompliziert wird, so findet sich anderseits das schlingenähnliche Nephridium in ziemlich ursprünglicher Einfachheit bei den Tellinacea, Myacea, Pholadacea und Anatinacea bewahrt, und die Form gibt also auch hier eine pränuculide Abstammung des Nephridiums zu erkennen.

Bei Formen mit gedrungener und sackförmiger Gestalt der Nephridien wird die Herleitung schwieriger. Es leuchtet ein, daß hier eine Erweiterung oder eine Zusammenschmelzung stattgefunden hat, ob diese aber aus der pränuculiden Grundform oder aus einem postnuculiden Nephridium hervorgegangen ist, bleibt zweifelhaft. Das sackförmige und lateral zu den Fußretraktoren gelegene Aviculidennephridium könnte möglicherweise für diese Formen einen Ausgangstypus darstellen.

Die mittleren aneinander stoßenden Teile des Trigoniden-Nephridiums würden dann den kommunizierenden Partien bei *Avicula* und den median über die Wimpertrichter umbiegenden Taschen des Mytiliden-Nephridiums entsprechen, die bei *Trigonia* gleich wie bei *Mytilus* die Kommunikation verloren hätten. Es scheint mir aber wahrscheinlicher zu sein, daß die in vielen Hinsichten primitiven Trigonien auch hinsichtlich der Nephridien primitiv sind, daß diese sich also aus einem pränuculiden Typus entwickelt haben, und daß die medianen Loben der Trigonien somit einen sekundären Erwerb darstellen.

Wenn man dieses annimmt, so folgt daraus die Konsequenz, daß alle übrigen höheren Muschelnephridien, die am engsten mit der *Trigonia*-Niere übereinstimmen, auch aus dem pränuculiden Typus herstammen dürften; diese Formen gehören zu den Gruppen Arcacea, Submytilacea, Veneracea und Cardiacea. Da bei allen diesen das Nephridium sackförmig ist, kann es bei sämtlichen von einer Form stammen, die also etwas mehr spezialisiert als der schlingenförmige Typus sich erweist.

Die nähere Verwandtschaft innerhalb dieser Gruppen von Nephridien will ich hier nicht näher diskutieren. Die Charaktere sind oft so schwach ausgeprägt, daß sie eine noch tiefer gehende Distinktion nicht gestatten. Nur in der Gruppe, die von Unionidae et consortes gebildet wird, kann man schrittweise die Entwicklung der komplizierteren Formen gut verfolgen. Darüber ist schon in dem beschreibenden Teil gesprochen worden, hier sind noch einige Ergänzungen hinzuzufügen.

Bei den Unioniden bezieht sich die Krümmung auf den proximalen Schenkel, der einen lateral gelegenen Bogen nach unten bildet (die Nierenschleife); bei den übrigen beteiligt sich auch der distale Schenkel an der Aufwindung des Nephridiums. Den komplizierten Verlauf des *Pisidium*-Nephridiums suchte ich anfänglich von dem *Anodonta*-Nephridium durch eine Serie hypothetischer Zwischenformen zu erklären. Die spätere Untersuchung der Cyreniden bestätigte völlig die Richtigkeit der Vermutung, indem diese Formen gerade ein solches hypothetisches Übergangsstadium repräsentieren. Die jetzt durchgeführte vergleichende Untersuchung hat in der Tat festgestellt, daß eine Abstammung von *Anodonta*-Vorfahren anzunehmen ist.

Die Abstammung der Sphaeriiden — gleich derjenigen der Cyreniden und der Cyrenelliden — ist bisher verkannt worden. Man hat sie von *Cyprina*-ähnlichen Formen herleiten wollen. Die Kenntnis der Nephridien widerlegt aber aufs deutlichste diese Vermutung, und weiter unten werden andre Beweise für die neue Auffassung vorgelegt werden.

Die Nephridialkommunikation.

Bei den meisten Muscheln sieht man die gegenseitigen Nephridien nicht nur aneinander stoßen, sondern auf einer längeren oder kürzeren Strecke sich ineinander öffnen. Eine solche Kommunikation existiert sowohl bei den Protobranchiaten als auch bei den höheren Muscheln. In einigen Fällen kommt sie nicht zur Ausbildung, z. B. bei *Solemya*, den Arçacea und Mytilacea, bei *Sphaerium*, bei *Teredo*.

Daß eine Kommunikation nicht ein primäres Verhalten darstellt, beweisen die niederen Mollusken, wo eine solche nicht vorhanden ist. Dasselbe beweisen auch die wenigen bis jetzt vorliegenden embryologischen Befunde, wonach die Nephridien sich getrennt anlegen. In Fällen, wo die Kommunikation nicht vorkommt, z. B. Sphaeriidae, tritt sie auch nicht vorübergehend während der Ontogenese auf. Diese Formen bewahren also in der Abwesenheit der Kommunikation, oder positiv ausgedrückt, in der völligen Scheidung der Nephridien, einen primitiven Charakter. Von großem Interesse wäre zu erfahren, wie sich die Mytiliden in ontogenetischer Hinsicht verhalten.

Trotz ihrer in mancher Hinsicht ursprünglichen Organisation zeigen die Nuculiden eine gegenseitige Verbindung der Nieren. Diese bezieht sich auf die perikardialen Schenkel, liegt vor den Nephridialöffnungen und unter oder vor, nicht aber hinter dem Herzbeutel. Diese inferiore Kommunikation (in Beziehung zu den Nephridialmündungen anterior) erhält sich im allgemeinen auch bei den am nächsten verwandten Pseudolamellibranchien (*Lima* und *Pecten*), und die Anomiiden zeigen ein ganz analoges Verhältnis.

Bei *Pinna* fehlt die Kommunikation, und bei *Meleagrina*, *Avicula* und *Ostrea* hat sie eine mehr posteriore Lage erreicht. Da sie bei *Avicula* enger ist, gibt sich innerhalb der Fam. Aviculidae eine Tendenz zur Reduktion zu erkennen, bis sie bei *Pinna* völlig reduziert worden ist. Die Mytiliden repräsentieren dasselbe Stadium wie *Pinna*. Die Ursache der Abwesenheit liegt, wie ein Vergleich mit den Aviculiden und den Ostreiden lehrt, in der lateralen Lage der Nephridien, die durch Druck und Zwischenlagerung andrer Organe, wie Fußretraktoren, und insbesondere der Leber und der Genitalorgane hervorgegangen ist.

Daß auch die Annahme einer Trennung durch Zwischenlagerung der Leber usw. eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich hat, erweist sich darin, daß Andeutungen einer solchen Anordnung schon bei den Nuculiden sich nachweisen lassen und innerhalb der Pseudolamellibranchien besser in die Augen fallen. Die Leber ist ursprünglich bei den Mytiliden, wenigstens in embryonaler Hinsicht, mehr nach vorn verlagert, und es ist darum eine allmähliche Umlagerung, die sich in ihrem Rückwärtsrücken bei den Nuculiden zu erkennen gibt, was die Folge hat, daß die Nephridien durch die Leber (und die Genitaldrüsen) von dem Magen abgegrenzt werden. Es ist nun denkbar, daß die Verschiebung der Leber, die bei *Nucula* und *Lima* u. a. eine quere Ausdehnung der Nephridien herbeigeführt hat, so intensiv wird, daß dadurch die beiden Nephridien rückwärts gepreßt und allmählich voneinander getrennt werden (vgl. die Aviculiden) — und das *Mytilus*-Nephridium ist erreicht.

Vielleicht ist dieser Umstand auch die Ursache der posterioren Lage bei den höheren Muscheln. Wenn dann hier überhaupt anfänglich eine Kommunikation bestanden hat, so würde sie doch durch diese Umlagerung zu Ende gebracht. Es ist aber wahrscheinlich (darüber können wir doch nichts wissen), daß bei dem pränuculiden Typus, aus dem sie stammen, keine Kommunikation vorhanden war.

Daraus würde folgen, daß die Kommunikation der höheren Muscheln, wo sie vorkommt, nicht von derjenigen der Protobranchien und Pseudolamellibranchien herzuleiten ist.

Wenn nämlich ein Homologon vorhanden wäre, müßte dieses, wenigstens bei dem schlingenförmigen Typus, zwischen den Perikardialschenkeln existieren, da diese bei den Nuculiden und den Unioniden homolog zu setzen sind. Aber bei keiner solchen Muschel kommunizieren die Perikardialteile gegenseitig. Man hat freilich geglaubt, daß bei *Anodonta* eine solche existiere, das aber ist seitdem widerlegt worden. Und wenn sie auch bestände, müßte sie notwendigerweise sekundär sein, da sie nicht bei den Jungen von 7 mm Länge zu finden ist.

Bei den höheren Muscheln (Eulamellibranchien) besteht dagegen eine Kommunikation zwischen den distalen Schenkeln weiter nach hinten an deren äußeren Mündungen und oberhalb der Perikardialtrichter. Vielleicht haben wir doch hier das Homologon der Aviculidenkommunikation zu suchen? Wenn nicht, so muß diese Kommunikation einen den höheren Formen speziell zukommenden Charakter darstellen.

Wenn wir diese Frage bejahen, müssen wir folglich den distalen Schenkel als ein Zusammenschmelzungsprodukt wie bei *Lima* betrachten. Man muß dann die Form und Lage der Nephridien der höheren Muscheln aus dem *Avicula*-Typus erklären. Dies ist vielleicht zutreffend, ich halte es aber wahrscheinlicher eine frühere Grundform anzunehmen, und will der embryologischen Tatsache den Ausschlag überlassen, daß anfänglich keine Kommunikation vorhanden gewesen ist.

Unter dieser Voraussetzung kann man die höheren Muscheln von dem etwa bei *Trigonia* bestehenden Verhalten herleiten. Hier umschließen die distalen Schenkel die proximalen völlig, so daß sie median aneinander stoßen. Eine Zusammenschmelzung ihrer Wände kann dann leicht zustande kommen. In der Tat besteht eine derartige Umschließung mehr oder weniger bei allen Muscheln, die eine Kommunikation besitzen; dagegen fehlt sie bei *Teredo* und den Sphaeriiden, wo keine gegenseitige Verbindung entwickelt ist. Diese Kommunikation steht also mit der Erweiterung des Außenschenkels in engster Beziehung.

Da bei den Cyreniden eine Kommunikation vorhanden ist, beweist dieser Umstand, daß sie, obschon ein formelles Übergangsstadium zu den Sphaeriiden darstellend, nicht die direkten Vorfahren der letzteren gewesen sind. Auch sind dies nicht die Unioniden gewesen (die ja gleichfalls eine Kommunikation haben). Nein, die Abspaltung des Sphaeriidenstammes ist noch viel weiter zurück vor sich gegangen.

Da wir im Vorhergehenden das *Teredo*-Nephridium von den Pholadiden hergeleitet haben, müssen wir hier die Bemerkung machen, daß wir die Kommunikation der Pholadidennephridien nicht voraussetzen können. *Teredo* dürfte aus früheren Formen entwickelt sein, und die Pholadiden haben erst später eine Kommunikation erhalten.

Das Vorkommen einer Kommunikation bei so verschiedenen Typen wie *Anodonta* und *Pholas*, die aus Formen ohne Kommunikation sich entwickelt haben, beweist, daß sie eine Parallelerscheinung ist, die in Gruppen von verschiedener Phylogenie und von der Verwandtschaft unabhängig entstanden ist.

Der histologische Bau.

In dem histologischen Bau findet man unter Umständen gute Kennzeichen, um die Verwandtschaft der Nephridientypen zu entscheiden. Ursprünglich ist die Schlinge mit Ausnahme des Wimpertrichters und des Ureters von einem gleichförmigen exkretorischen Epithel ausgekleidet. Dies ist bei den Nuculiden und den Solemyiden der Fall, und es ist wichtig, daß auch die Unioniden und die Sphaeriiden diesen ursprünglichen Charakter bewahren. Dieses Verhalten ändert sich höherauf in dem Sinn, daß jeder der beiden Abschnitte sich in einer gewissen Richtung spezialisiert, so daß der distale Schenkel exkretorisches, der proximale nur bewimpertes Epithel enthält.

Es ist mit Schwierigkeiten verbunden gewesen, eine passende Erklärung über die bei *Anodonta* herrschende ursprüngliche Verbreitung des Epithels aufzustellen, und man hat gezweifelt, ob die Abschnitte des *Anodonta*-Nephridiums wegen dieser Epithelbekleidung mit denjenigen der übrigen Muscheln homolog wären. Die Sache wird aufgeklärt, wenn man die Homogenität des Epithels als einen ursprünglichen Charakter anerkennt. Man findet dann eine Übereinstimmung mit den schon vorher behandelten Befunden über die Gestalt.

Rankin (1890) homologisiert das *Anodonta*-Nephridium mit demjenigen von *Cyclas* (*Sphaerium*) auf eine Weise, die der Richtigkeit sehr nahe kommt, obgleich damals noch keine genügende Kenntnis der Morphologie von *Cyclas* vorlag, um einen zutreffenden Vergleich zu erlauben. Er vergleicht die drei Abschnitte des *Cyclas*-Nephridiums, den flimmernden Perikardialteil, den gewundenen drüsigen Kanal und »den ausführenden Abschnitt« mit dem *Anodonta*-Nephridium. Von dem letzten sagt er aber unrichtig (l. c. S. 260): »Der dritte Abschnitt ist, meiner Meinung nach, der Nierengang oder obere Schenkel. Außer seiner ursprünglichen, ausführenden Funktion hat er in *Anodonta* eine exkretorische übernommen und Geißelzellen, denen der Niere ähnlich, entwickelt.« Er faßt also das exkretorische Epithel des distalen Schenkels als sekundär auf und homologisiert diesen mit dem »ausführenden

Abschnitte« von *Cyclas*, während er in der Tat einen Teil des »gewundenen drüsigen Abschnittes« darstellt.

In histologischer Hinsicht besteht ein bemerkenswerter Unterschied zwischen den Pseudolamellibranchien einerseits und den höheren Muscheln andrerseits. Der Wimpertrichter ist bei den ersten mit nur schwachen Wimpern ausgekleidet und diese kommen durch den ganzen Proximalkanal hindurch vor, sei es, ob dieser eine längere (*Lima*, *Ostrea*) oder kürzere (*Pecten*, *Avicula*) Strecke einnimmt. Bei den höheren Muscheln zerfällt der proximale Schenkel in zwei Abteilungen, eine vordere, kurze, mit starken Geißeln ausgekleidete, den Wimpertrichter, und den darauf folgenden, mit zarten Cilien versehenen Abschnitt. Da eine zweite Abteilung bei den Pseudolamellibranchien nicht vorkommt, stützt also der histologische Bau die vorher ausgesprochene Auffassung, daß bei diesen ein Teil des ursprünglichen Proximalschenkels mit dem distalen Schenkel zusammengeschmolzen ist.

Auch bei den Mytiliden öffnet sich der kurze wimpertragende Wimpertrichter direkt in den Nierensack, und dasselbe findet man bei den Anomiiden, wenn man von der Eigentümlichkeit absieht, daß der Wimpertrichter verästelt worden ist. Diese beiden Familien schließen sich also an die Pseudolamellibranchien.

Der distale Schenkel ist überall mit exkretorischen blasenförmigen Zellen mit basalen oder wandständigen Kernen ausgekleidet. Die Anordnung der Zellen ist verschiedenartig; sie stehen in einer einfachen Schicht oder ordnen sich in papillenähnlichen Hervorragungen (wie bei *Astarte*). Bald sind sie kreisrund, bald mehr ausgezogen.

Ihr Inhalt besteht in vielen Fällen aus Konkretionen, die meistens konzentrische Struktur zeigen und bei gewissen Formen (z. B. *Thracia*, *Lyonsia*) große Dimensionen erreichen. In andern Fällen sind die Zellen von sehr feinen Körnern gefüllt. Inwieweit diese Verschiedenheiten von konstanter oder zufälliger Natur sind, lasse ich dahingestellt. Systematisch verwertbar kann ich sie nicht finden.

Die Beziehungen zu den Genitalorganen.

Daß die Genitalorgane bei den Muscheln in enger Beziehung zu den Nephridien stehen, ist schon von Lacaze-Duthiers (1854) hervorgehoben. Er traf bei *Lima squamata*, *Pecten* und *Spondylus* die Genitalöffnungen innerhalb der Nephridialsäcke an. Diese sind sowohl von Lacaze-Duthiers als von Garner, Kellogg und andern vielfach mit Eiern gefüllt angetroffen worden und dienen also als eine Art Brutraum.

Bei *Pinna*, *Modiola* und *Arca* gibt LACAZE-DUTHIERS einen viel loseren Zusammenhang an, indem hier nur die äußere Öffnung der beiden Organe gemeinsam ist. Von *Arca Noae* sagt er außerdem, daß die Genitalien sich in das Innere des exkretorischen Kanales (vgl. S. 298 dieser Arbeit) öffnen. Bei *Arca glacialis* ist eine kurze Kloake vorhanden.

Schließlich erwähnt LACAZE-DUTHIERS einen dritten Fall, in dem die Öffnungen gänzlich voneinander getrennt sind, aber doch aneinander genähert liegen. Diese Lage wird bei den meisten Muscheln angetroffen.

Die Beobachtungen von LACAZE-DUTHIERS können wir nunmehr in vielen Hinsichten ergänzen.

Wenn wir die phylogenetische Entwicklung der fraglichen Beziehung zwischen den Nephridien und den Genitalorganen uns darlegen wollen, haben wir zuerst die Frage zu beantworten, was hier das primäre Verhalten ist. Vergleichen wir die niederen Mollusken (*Solenogastres*), so finden wir bei ihnen, daß die Nephridien in ganzer Ausdehnung die Ausleitungswege der Geschlechtsdrüsen darstellen.

STEMPELL (1899) hat zuerst gezeigt, daß etwas sehr Ähnliches auch bei *Solemya* vorkommt, da hier die Gonaden in den Perikardialschenkel münden.

Außer *Solemya* kennt man nur zwei Muscheln, die diesen primitiven Charakter bewahrt haben, nämlich *Anomia*, wo dies von SASSI (1903) entdeckt wurde, und *Lima*, wovon ich oben dieses Verhalten beschrieben habe. Wegen der stark metamorphosierten Gestalt der ersten sind hier Umlagerungen und Formveränderungen der Nephridien vor sich gegangen, so daß sie nur undeutlich die ursprünglichen Verhältnisse zum Vorschein kommen lassen, aber dennoch steht es fest, daß die Genitalien nahe an dem Nephrostomapparat münden. Wir haben die Form bereits als mit derjenigen der Pseudolamellibranchien übereinstimmend, obwohl spezialisiert, bezeichnet, die Kommunikation ist homolog, und hier kommt noch diese neue Eigenschaft hinzu, die *Anomia* mit *Lima* teilt. Bei *Lima* ist diese Vereinigung mit den Genitalgängen sehr deutlich; diese münden in das unterste Ende des proximalen Schenkels (bei *Solemya* in den Anfangsteil desselben). *Lima* zeigt also den ersten Schritt zu einer separatistischen Entwicklung.

In dieser Hinsicht ist *Lima* ursprünglicher als die Nuculiden, ja sogar die Ostreiden und die Pectiniden zeigen primitivere Charaktere, da die Einmündung der Genitalien noch weit im Innern des Nephridiums erfolgt. Ein nächstes Stadium bilden die Nuculiden, denn bei diesen münden die Geschlechtsorgane in den distalen Endabschnitt der Nieren.

Bei den letzteren besteht noch der Gonoperikardialgang als ein

Rest der ursprünglichen Verbindung mit dem Perikardialschenkel. Stempell sieht darin, wie schon referiert wurde, den Rest einer Verbindung zwischen dem Perikardium und den Genitalien, derjenigen der Solenogastren ähnlich, aber da der betreffende Gang — der übrigens bei gewissen Formen zu einer Pore reduziert ist — in den Wimpertrichter, nicht in das Perikardium mündet (wie auch Burne hervorhebt), stellt dies ein *Solemya*-Stadium dar.

Da die beiden Endabschnitte der Nuculiden sehr nahe aneinander liegen, kann man sich denken, daß eine Verbindung von dem Ductus deferens aus nach dem proximalen Schenkel direkt von einer solchen zu dem distalen beim Durchbruch der Wände gefolgt ist, ohne genötigt gewesen zu sein, eine Wanderung der Genitalmündung dem ganzen Nephridium entlang vorzunehmen. Falls eine solche sich abgespielt hätte, würde der Gonoperikardialgang sehr schwer verständlich; nun aber kann er als ein Überbleibsel der früheren Verbindung leicht erklärt werden.

Die *Lima-Ostrea-Pecten*-Serie führt zu dem Endstadium, das wir bei *Arca* finden, wo noch eine kurze Kloake oder ein gemeinsamer Ausführungsgang verblieben ist, bis wir endlich bei den Aviculiden und den Mytiliden nur die äußeren Mündungen oder sogar nur eine diese enthaltende Papille für die beiden Organe gemeinsam finden.

Bei *Trigonia* liegen die Mündungen so dicht aneinander, daß es gleichgültig ist, ob man die Mündungen gemeinsam oder getrennt betrachtet.

Bei den niederen Formen zeigen die Nephridien also ursprünglichere Beziehungen zu den Genitalorganen, ohne daß dies doch eine streng durchgeführte Regel ist.

Die höheren Lamellibranchien haben fast immer getrennte Mündungen, und dies gilt unabhängig von der Gestalt und Lage. Die Unioniden und Sphaeriiden einerseits, die Pholadiden et consortes andrerseits, sowie auch die Cypriniden usw. mit sackförmigen Nephridien, alle stimmen in diesem Charakter überein. Wir können darum annehmen, daß auch ihre nächsten Vorfahren getrennte Öffnungen besessen, oder höchstens das *Trigonia*-Stadium repräsentiert haben.

Hinsichtlich der hermaphroditischen Muscheln der Gruppe Anatinacea, die eine Eigentümlichkeit der Geschlechtsmündungen vertreten, da diese getrennt sind, ist zu beobachten, daß die weibliche Mündung meistens eine primitive dem Nephroprokte am nächsten kommende Lage beibehält. In Fällen, wie bei *Pandora*, wo eine gemeinsame Öffnung für männliche und weibliche Genitalien vorkommt, haben jedoch die Ausführungsgänge eine entsprechende Lage.

Rückblick auf die Phylogenie der Nephridien.

Wenn wir die im vorhergehenden diskutierten Tatsachen untereinander vergleichen, um eine Übersicht über die Phylogenie zu gewinnen, finden wir, daß es in erster Linie die Gestalt ist, die Anhaltspunkte zu dieser Beurteilung geben kann. Berücksichtigt man außerdem die Lage, die Kommunikation, den histologischen Bau und die Beziehung zu den Genitalorganen, kann man schon auf den ersten Anblick eine große Gruppe von allen übrigen unterscheiden, welche die eng aneinander sich anschließenden Nuculiden und Pseudolamellibranchien umfaßt. In diese Gruppe müssen auch die Anomiiden in engen Anschluß an die Pectiniden gebracht werden. Außerdem zeigen auch die Mytiliden, obgleich ein wenig von dem Typus abgeändert, solche Charaktere, daß auch sie zu dieser Gruppe gezählt werden müssen. Alles in allem bilden diese Formen eine scharf umschriebene Gruppe, die sich in besonderer Richtung entwickelt hat.

Durch posteriore Lage der Nephridien und gut entwickelte Schenkel derselben unterscheiden sich alle die übrigen Lamellibranchien von ihnen. Da bei *Solemya* eine sehr primitive gono-nephridiale Verbindung besteht, muß diese Form als ein Anfangsstadium abgesondert werden.

Bei den übrigen finden wir einerseits ein noch schlauchförmiges Nephridium erhalten, andrerseits ein sackförmiges entwickelt.

Unter den ersten unterscheiden sich die Familien Unionidae, Cyrenellidae, Cyrenidae und Sphaeriidae durch eine schon vorhandene Aufwindung des Nephridiums oder eine Tendenz dazu. Die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Familien sind schon besprochen worden.

Um in der andern Gruppe der schlauchförmigen Nephridien eine nähere Verwandtschaft zu ermitteln, kann man die Kommunikation und die Lage benutzen. Bei Teredinidae fehlt die erstere, und ihre Beziehungen zu den Pholadiden sind schon erörtert. Eine Lage außerhalb der Fußretraktoren ist bei Mactridae noch erhalten. Dreissensiidae und Modiolarcidae bezeichnen einen eigenen Typus, wo die Umlagerung zu einer medianen Lage zwischen den Fußretraktoren (bei den Pholadiden völlig durchgeführt) angedeutet wird. Die Saxicaviden haben auch die Nephridien teilweise innerhalb der Retraktoren, bei den übrigen liegen sie vor oder über diesen. Ich will aber diesen Lageverhältnissen keine größere Bedeutung beilegen, sondern noch einmal betonen, daß eine feinere Distinktion auf Grund der Nephridialcharaktere nicht durchführbar ist.

Bei dem sackförmig ausgebildeten Nephridium ist auch die Verwandtschaft innerhalb der Familien unsicher. Wir müssen aber gleich im Anfang die Trigoniiden und die Arciden wegen der Abwesenheit einer Kommunikation ganz absondern. Sie stehen dem gemeinsamen Stamme aller höheren Gruppen sehr nahe, und besonders bei *Arca* ist eine Andeutung der Schlingenform noch beibehalten, die sehr an die Soleniden usw. erinnert.

Die höheren Formen der betreffenden Gruppe haben eine Kommunikation gleich denen mit schlingenförmigem Nephridium. Der lange perikardiale Schenkel bei den Cypriniden, den Chamiden und den Veneriden bezeichnet ein mehr primitives Stadium. Zu dieser Gruppe gehören die Nephridien der meisten Submytilacea und der Septibranchia.

Eine synoptische Zusammenfassung der phylogenetischen Beziehungen der Nephridientypen gibt nebenstehender Stammbaum (Fig. 39). Er zeigt auch, wie die von Pelseneer aufgestellten Ordnungen nicht den genetischen Zusammenhang zum Vorschein kommen lassen, sondern daß diese nur Grade oder Entwicklungsniveaus repräsentieren, auf welchen Muscheln von weit verschiedener Abstammung sich gleichzeitig befinden können. Dieses Verhalten gibt Veranlassung zu einer näheren Untersuchung, inwieweit die übrigen Organsysteme die aus der Morphologie der Nephridien hergeholten Resultate bestätigen oder widerlegen.

Über den nebenstehenden Stammbaum sei noch bemerkt, daß die Einzelheiten infolge der oft schwachen Nephridialcharaktere hypothetisch bleiben.

2. Die Phylogenie der Nephridien im Vergleich zu der andrer Organsysteme.

Um die bei der vorhergehenden Untersuchung gewonnenen Resultate einer Kritik unterwerfen zu können, habe ich es für zweckmäßig gehalten, auch die Phylogenie andrer Organsysteme zu berücksichtigen. Die untenstehenden Auseinandersetzungen sind jedoch nur skizzenartig bearbeitet, und der Vergleich wird darum in vielen Hinsichten unvollständig. Es liegt aber nicht im Plan dieser Arbeit, eine erschöpfende Darstellung der vergleichenden Anatomie zu geben. Diese ist noch zu unvollständig bearbeitet worden, daß es zukünftigen Forschungen überlassen werden muß, die Resultate der vorliegenden Untersuchung allseitig zu prüfen. Ich benutze aber diese Gelegenheit, um einige neue Tatsachen und Gesichtspunkte vorzulegen, die bei meinen phylogenetischen Untersuchungen sich eingestellt haben. Im folgenden wird speziell die Verwendbarkeit der Kiemenorganisation und der Morphologie der Schalenzähne für phylogenetische Zwecke besprochen.

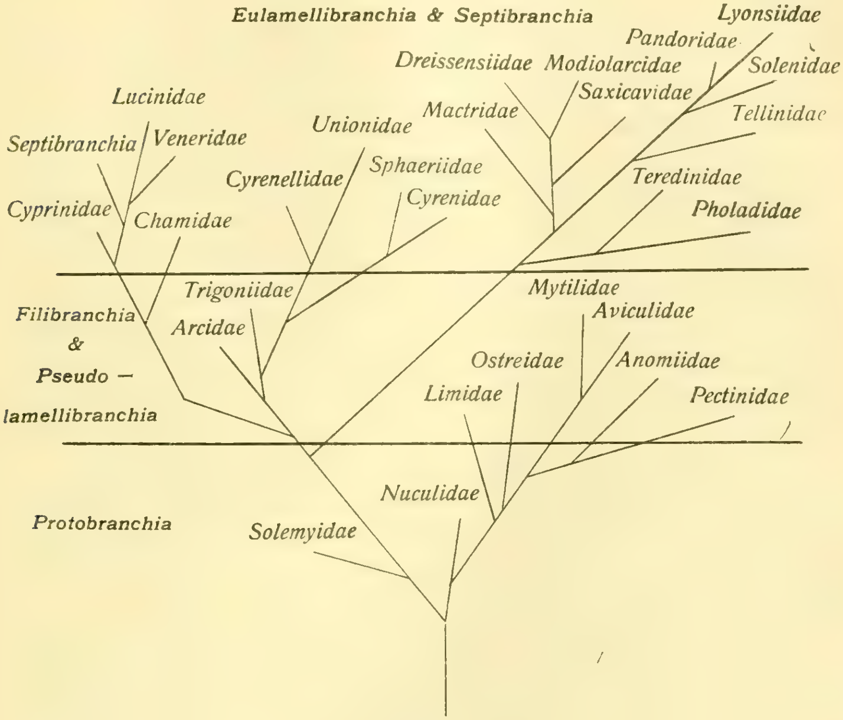

Eulamellibranchia & Septibranchia
Lyonsiidae
Pandoridae
Solenidae
Dreissensiidae
Modiolarcidae
Saxicavidae
Tellinidae
Lucinidae
Mactridae
Unionidae
Septibranchia
Veneridae
Sphaeriidae
Cyrenellidae
Teredinidae
Cyrenidae
Cyprinidae
Pholadidae
Chamidae
Trigoniidae
Mytilidae
Filibranchia
&
Pseudo —
lamellibranchia
Aviculidae
Arcidae
Ostreidae
Anomiidae
Limidae
Pectinidae
Nuculidae
Protobranchia
Solemyidae

Fig. 39.
Stammbaum der Nephridientypen der Lamellibranchien.

Die Kiemen.

Pelseneer hat sein bekanntes System der Lamellibranchien auf den Bau der Kiemen gegründet. Es unterliegt keinem Zweifel, daß man einen allmählichen Entwicklungsverlauf in dem Bau derselben finden kann. Die Protobranchien bilden in dieser Hinsicht wie für die Nephridienentwicklung die Ausgangsstufe.

Die einzelnen Zinken der Protobranchienkiemen verlängern sich in Filamente, die einfach in die Mantelhöhle hinabhängen. Ein solches Stadium findet sich bei *Anomia, Adacnarca* (die innere Kieme) und *Dimya* (Pelseneer 1903), sowie bei einigen höheren Muscheln. Die beiden ersten reiht Pelseneer in die Filibranchien, die letzte Form gehört aber zu den Pseudolamellibranchien.

Eine weitere Entwicklung der Kiemen ist bei den Mytiliden vor sich gegangen, indem hier die Filamente geknickt und nach oben umgebogen werden und miteinander durch Cilienbrücken in Verbindung treten.

Bei den Pseudolamellibranchien werden stärkere Verbindungen in Form von vaskularisierten Brücken zwischen den Filamenten entwickelt, und diese bezeichnen somit eine höhere Entwicklungsstufe, dazu aber eine gewisse Spezialisierung, da die Kiemenlamellen durch die in regelmäßigen Abständen befindlichen interlamellaren Brücken gefaltet sind. Diese spezielle Entwicklung beweist, daß die betreffende Kieme der höheren Eulamellibranchienform nicht zugrunde liegen kann.

Das Nephridium sagt uns das letztgenannte ebenfalls, aber auch, daß wir in den Pseudolamellibranchien sehr primitive Formen erkennen müssen, und daß die Mytiliden trotz ihrer einfachen Kiemen zu solchen einzureihen sind. Wir müssen also annehmen, daß die Entwicklung der Kiemen bei den Pseudolamellibranchien sehr schnell vor sich gegangen ist, da man keine Zwischenformen kennt, durch welche sie direkt aus den Protobranchienkiemen hergeleitet werden können.

Die erwähnte *Dimya* zeigt, daß auch in den Kiemen primitive Charaktere bei der betreffenden Gruppe vorkommen können; es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß das Fehlen der inneren Lamelle durch Rückbildung zu erklären ist.

Wenn Pelseneer die Arcacea zu den Filibranchien hinführt, geschieht dies aus dem Grunde, daß die einzelnen Filamente durch Wimperscheiben miteinander verbunden sind. Die Kiemen sind also von primitivem Bau. Auch die Nephridien zeigen ursprüngliche Charaktere; diese sind aber von den Mytiliden einerseits und von den Anomiiden anderseits so wesentlich verschieden, daß die Arcacea als einen eignen Entwicklungsgang bezeichnend aufgefaßt werden müssen.

Zu den primitiven Eigenschaften der Kiemen bei den Arcacea kann auch die Einfachheit der inneren *Adacnarca*-Kiemen gezählt werden.

Diese Umstände machen es wahrscheinlich, daß die Kiemen zwar relative Entwicklungsstufen veranschaulichen, daß sie aber nicht geeignet sind, eine nähere Verwandtschaft anzukündigen, oder wenigstens, daß man in dieser Hinsicht eine revidierte Untersuchung bedarf.

Makroskopisch zeigen aber auch manche Pseudolamellibranchienkiemen in gewisser Hinsicht primitivere Charaktere wie man sie z. B. bei den Mytiliden trifft. Die Kiemen der Pectiniden verschmelzen nicht mit dem Mantel, wie dies bei den Mytiliden geschieht. Ähnlich den Pectiniden sind darin die Arciden und die Trigoniiden. Ein primitiver Zustand äußert sich auch in dem Umstand, daß bei diesen die Kiemenachse frei in die Mantelhöhle nach unten ragt wie bei den Nuculiden.

Ich habe die Kiemen nicht näher studiert und kann darum hier nicht näher in dieses Problem eindringen. Es sind aber noch einige Gesichtspunkte hinzuzufügen.

Wenn man die Mannigfaltigkeit der Eulamellibranchiatenkiemen berücksichtigt, muß man gestehen, daß sie für taxonomische Zwecke gute Möglichkeiten darbieten, die noch nicht ausgenutzt worden sind. Ortmann (1911) hat eine Systematik der Unioniden teilweise auf die Kiemen gegründet, und eine nähere Untersuchung der Ordnung würde sicherlich zum Resultat führen, daß sie sehr heterogen ist. Das Nephridium lehrt, daß wir diese Ordnung auflösen müssen und ihr bis auf weitere Untersuchungen nur eine höhere Entwicklungsstufe der Kiemen zuerkennen dürfen.

Schließlich sind einige Schlüsse auf die Ordnung Septibranchia hinzuzufügen. Wie Grobben (1893) schon hervorgehoben hat, zeigt diese keine allgemeinen Unterschiede der Organisation von dem Eulamellibranchiatentypus, und er kann darum diese Ordnung, trotz ihres spezialisierten Kiemenbaues, nicht aufrechthalten. Das Nephridium von *Cuspidaria* zeigt nahe Verwandtschaft zu den Astartiden usw. Aus der gesamten Organisation der Septibranchien sind sie nach Grobben mit den Anatinacea nahe verwandt.

Pelseneers Auffassung über das gegenseitige Verhältnis der Muscheln hinsichtlich der Kiemen stimmt also nicht gut mit den hier von dem Nephridium deduzierten Schlußfolgerungen. Um zu prüfen, ob diese oder jene zutreffend sind, wollen wir sie noch mit den Schalencharakteren vergleichen, den einzigen Kennzeichen, die man übrigens bis jetzt für phylogenetische Schlüsse verwertet hat.

Die Schalenzähne.

Daß die Beschaffenheit der Schale bei der Beurteilung der Phylogenie der Lamellibranchien eine hervorragende Rolle spielt, geht schon aus der Tatsache hervor, daß die Schale das einzige Organ ist, das Vergleichungen mit fossilen Formen gestattet. Die Schalencharaktere werden auch von den Paläontologen für phylogenetische oder systematische Zwecke benutzt, während die Zoologen oft die von der Schale geholten Kennzeichen als minderwertig betrachten. Auf eine richtige

Weise gedeutet, bestätigen aber diese die auf rein anatomische Verhältnisse gegründeten Hypothesen.

Allgemein wird angenommen, daß das taxodonte Schloß eine primitive Entwicklungsstufe repräsentiert. Es kommt auch bei den in anatomischer Hinsicht ursprünglichen Protobranchien vor, nämlich bei den Nuculiden (bei *Solemya* fehlen die Zähne). Daneben findet es sich bei einigen Filibranchia, nämlich den Arciden. Schließlich hat man es auch bei jungen Individuen von *Ostrea* nachweisen können (siehe Jackson 1890), ein Umstand, der also in Übereinstimmung steht mit unsrem obigen Schluß über die Abstammung der Pseudolamellibranchien, was das Nephridium betrifft, von nuculidenähnlichen Formen.

Durch den Bau des Nephridiums von *Lima* wurden wir zu dieser Annahme veranlaßt. Da nun bei *Ostrea*-Jungen ein taxodontes Schloß diese Tatsachen bestätigt, können wir erwarten, daß auch *Lima* Spuren eines taxodonten Schlosses tragen soll. Dies ist jedoch bei vielen Arten nicht der Fall; möglicherweise hat man aber eine Andeutung dazu bei *Lima excavata* in einer Reihe punktförmiger Vertiefungen des Schloßrandes zu sehen. Wenn man aber bei den nächsten Verwandten nachforscht, findet man darunter eine Gattung *Limaea*, die zumeist fossile Arten, aber dazu eine rezente nordische, *L. Sarsi* Lovén, umfaßt; und diese Gattung hat gerade das theoretisch vorausgesetzte taxodonte Schloß!

Innerhalb der Familie Limidae ist also eine Rückbildung des taxodonten Schlosses vor sich gegangen. Es resultiert diese in dem sehr oder völlig reduzierten Schloß der isodonten Spondyliden und Pectiniden, der zahnlosen Ostreiden und Pinniden und der dysodonten Mytiliden.

In dieser Hinsicht bestätigt also die Schloßentwicklung völlig die Phylogenie der Nephridien.

Das taxodonte Schloß kommt aber, außer bei den Arciden, nicht höher hinauf in der Lamellibranchiatenserie vor, und man kann sich darum mit Recht fragen, was aus diesem geworden ist. Auf diese Frage hat besonders Neumayr interessante Antworten gegeben. Die Abstammung der Trigonien von taxodonten Formen ist nämlich von ihm (1891) außer Zweifel gestellt, und von den Trigonien leitet er anderseits (1889) die Unioniden ab.

Die Trigoniiden werden von Neumayr und **Steinmann** als schizodont bezeichnet. Sie unterscheiden sich auch in hohem Grade von den taxodonten Muscheln; man hat aber ihre Entwicklung aus solchen durch Übergangsformen (*Schizodus*, *Kefersteinia*, *Curtonotus*) erklären können. Anatomische Verhältnisse zeigen auch eine nahe Verwandtschaft zwischen den Arciden und den heutigen Trigonien und man muß darum auch in dieser Hinsicht einen genetischen Zusammenhang annehmen.

Bei *Trigonia* (z. B. der in dieser Arbeit untersuchten *T. pectinata*) bestehen die Zähne der rechten Schalenklappe aus zwei divergierenden keilförmigen Hervorragungen der Schloßplatte, die an der inneren und äußeren Seite gerieft sind; nach außen von diesen liegen noch zwei niedrigere leistenförmige. In der linken Schalenklappe steht nur ein Hauptzahn, der »Dreieckzahn«, von triangulärer Gestalt und medianer Lage, in der Mitte mit einer seichten Einbuchtung versehen und nur an den äußeren Seiten gerieft; außerhalb dieses findet sich noch ein vorderer und hinterer kleinerer, der dem Zwischenraum der rechtklappigen Zähne entspricht und darin greift. Sowohl die Riefung als die Lage der Zähne geht aus der schematischen Figur 40, *1* hervor.

Neumayr erklärt die *Trigonia*-Zähne so, als wären sie einige Überbleibsel eines sehr reduzierten taxodonten Schlosses, das seine Zahnanzahl allmählich vermindert hat. Demnach ist die Streifung der *Trigonia*-Zähne eine sekundäre Erscheinung. Sie fehlt an dem permischen *Schizodus* und tritt bei den triadischen Myophorien zuerst auf, aus denen sie von den jurassischen Trigonien ererbt worden ist.

Kehren wir jetzt zu der Theorie Neumayrs über die Herstammung der Unioniden zurück.

Neumayr hat diese Theorie gerade auf Grund der Streifung aufgestellt, welche die Zähne einiger Unioniden (z. B. *Castalia*) zeigen. Wie nach ihm die Umbildung der *Trigonia*-Zähne zu den Unionidenzähnen vor sich gegangen ist, macht die Fig. 40, *2* deutlich. Der hintere Lateralzahn der rechten Schalenklappe hat median einen sekundären Zahn abgeschnürt. Die Streifung an den Zähnen zeigt, daß der *Trigonia*-Zahn eine ungleichseitige Verlängerung erlitten hat, indem nur seine äußere Seite nach hinten ausgezogen worden ist, da ja diese allein gestreift ist. Für nähere Homologisierung weise ich auf die betreffende Arbeit von Neumayr hin. Hier sei nur erwähnt, daß das Nephridium der Unioniden altertümliche Charaktere bewahrt, und obwohl es nicht direkt aus demjenigen der heutigen Trigoniiden abstammen kann, liegen doch keine solche Charaktere vor, daß man die Abstammung der Unioniden aus älteren Trigonien, die aus den Zähnen ermittelt worden ist, auf Grund des Nephridiums bestreiten kann.

Als ich bei der Untersuchung der Nephridien Material von *Cor-*

bicula verwandte, wurde ich von dem Gedanken frappiert, daß man vielleicht auch hier in der Streifung der Seitenzähne dasselbe Phänomen vor sich hätte, d. h. daß auch die Cyrenidenzähne sich aus dem schizodonten Schloß entwickelt hätten. Da man die Abstammung dieser Formen nicht kannte, wäre vielleicht auf diese Weise die Lösung dieses Problems zu suchen.

Mit Ausnahme von *Mactra* sind die Cyreniden die einzigen Muscheln, die eine regelmäßige Riefung der Seitenzähne besitzen.

Es zeigt sich sofort, daß NEUMAYRS Prinzip hier nur in geänderter Form verwendet werden kann; weil nämlich bei *Castalia* die Seitenzähne in folgender Zahl vorkommen: in der rechten Schalenklappe 2 vordere und 1 hinterer, in der linken 1 + 2, stehen bei *Corbicula* in der rechten 2 + 2, in der linken 1 + 1.

Die Riefung der Seitenzähne zeigt jedoch eine gesetzmäßige Anordnung, die auf eine andre Weise die Herleitung ermöglicht. In der rechten Schalenklappe sind die gegeneinander gekehrten Seiten gerieft, in der linken tritt die Streifung an den beiden Seiten der Zähne auf. Bei *Castalia* sind, wie ich oben andeutete, andre Verhältnisse vorherrschend (vgl. NEUMAYR).

Die Zahl der Kardinalzähne ist bei *Corbicula* in beiden Schalen 3. In der rechten Klappe ist der vordere ersichtlich nur als Verdickung des äußeren Lateralzahnes, mit dem er auch nach vorn zusammenfließt, während er von dem inneren Lateralzahn durch eine seitliche Furche getrennt ist. Der mediane Kardinalzahn ist zwar scheinbar freistehend, allein auch hier zeigt eine genauere Untersuchung, einen Zusammenhang mit dem inneren vorderen Lateralzahn. Der hintere Kardinalzahn ist gestreckt und nach hinten ausgezogen und läuft in eine Schwiele aus, die sich mit beiden posterioren Lateralzähnen vereinigt (vgl. Fig. 40).

In der linken Klappe sind analoge Verhältnisse vorhanden: die beiden äußeren Kardinalzähne sind durch niedrige Leisten mit den entsprechenden Lateralzähnen verbunden. Dagegen ist der mittlere Kardinalzahn ganz freistehend.

Wenn man nun *Corbicula* mit *Trigonia* vergleicht, und wenn man versucht, die Bezahnung der ersten mit derjenigen der letzten in Beziehung zu setzen, ergeben sich die folgenden Homologien.

In der rechten Schale: Die Lateralzähne entsprechen den dorsalen Seiten der *Trigonia*-Zähne, die ausgezogen worden sind, so wie den außerhalb derselben gelegenen Leisten. Die Riefung bei beiden Gattungen spricht für diese Homologisierung. Die gegeneinander gekehrten

Seiten der *Trigonia*-Zähne werden bei *Corbicula* durch starke Verkürzung zu den Kardinalzähnen 2 und 3 entwickelt, die, wie erwähnt, mit den Lateralzähnen vereinigt sind.

In der linken Schale: Die Lateralzähne sind mit den Seitenzähnen von *Trigonia* homolog. Bei *T. pectinata* zeigt wenigstens der vordere von diesen eine Andeutung zur Riefung an der nach außen gekehrten Seite. Der mediane Kardinalzahn entspricht dem Dreieckzahn von *Trigonia* und behält noch eine mediane Furche bei. [Eine solche kommt aber auch bei andern sog. bicuspiden Zähnen vor und ist also nicht notwendigerweise mit der Furche des Dreieckzahnes homolog.] Die äußeren Kardinalzähne sind von den bzw. Lateralzähnen abgeschnürt worden.

Diese Theorie der Abstammung wird von paläontologischen Befunden bestätigt. In dem oberen Jura findet sich in Brackwasserablagerungen in England, Frankreich und Hannover (SANDBERGER 1870—75) neben *Trigonia*-Arten eine Art von *Cyrena*, *C. rugosa* J. Sow., vor. Die Zähne dieser Art sind genau bekannt (vgl. z. B. STEINMANN 1903, Einführung in die Paläontologie[1]), und man braucht sie nur in einer andern Weise als der gewöhnlichen zu deuten, um in dieser Form ein primitives Stadium der Cyrenidenentwicklung zu erkennen, eine Übergangsform, welche diese Gattung mit den Trigonien verbindet. In der rechten Schalenklappe stehen zwei starke mediane Zähne (vgl. Fig. 40). Der vordere von diesen (mz'_1 bezeichnet; siehe STEINMANN) entspricht dem Kardinalzahn 2 bei *Corbicula*; man sieht nämlich, wie er sich mit dem inneren vorderen Lateralzahn verbindet. Der hintere, mz'_2, ist homolog mit dem hinteren *Corbicula*-Zahn und gleich diesem mit dem inneren Lateralzahn verbunden. Bei *C. rugosa* hat sich aber ein hinterster Kardinalzahn (x) durch Abschnürung von dem äußeren hinteren Lateralzahn ausgebildet; dagegen steht kein solcher an dem apikalen Ende des vorderen äußeren Lateralzahnes, wie dies bei *C. rivalis* vorkommt.

Wenn diese Deutung richtig ist, muß zwischen mz'_1 und mz'_2 ein in der linken Schalenklappe befindliches Homologon zu dem »Dreieckzahn« von *Trigonia* hineinpassen. Dies ist auch der Fall. Die beiden mit mz_1 und mz_2 bezeichneten Zähne passen hier hinein, wie dies aus den Figuren deutlich hervorgeht, und diese bilden also den fraglichen Dreieckzahn, der bei *C. rugosa* tiefer gespalten ist, als dies bei den rezenten Formen der Fall ist. Auch dieser Umstand ist ein Beweis für die Berechtigung der hier ausgeführten Homologisierung.

---

[1] Ich habe die Originalarbeit DE LORIOLS nicht zur Verfügung gehabt, aus welcher die Figuren kopiert sind (vgl. SANDBERGER).

Vergleicht man die Zähne von *Corbicula* und diejenigen von *Sphaerium*, so findet man bei der letzten Gattung dieselbe Zahl der Lateralzähne, obgleich diese stark verkürzt und ungerieft sind, was auch bei den amerikanischen *Cyrena*-Arten ersichtlich ist. Man kann jedoch z. B. bei *Sphaerium rivicola* eine äußerst schwache Körnigkeit an den Lateralzähnen und in dieser auch eine regelmäßige Anordnung wahrnehmen, ein letzter Rest der Riefung bei *Corbicula*.

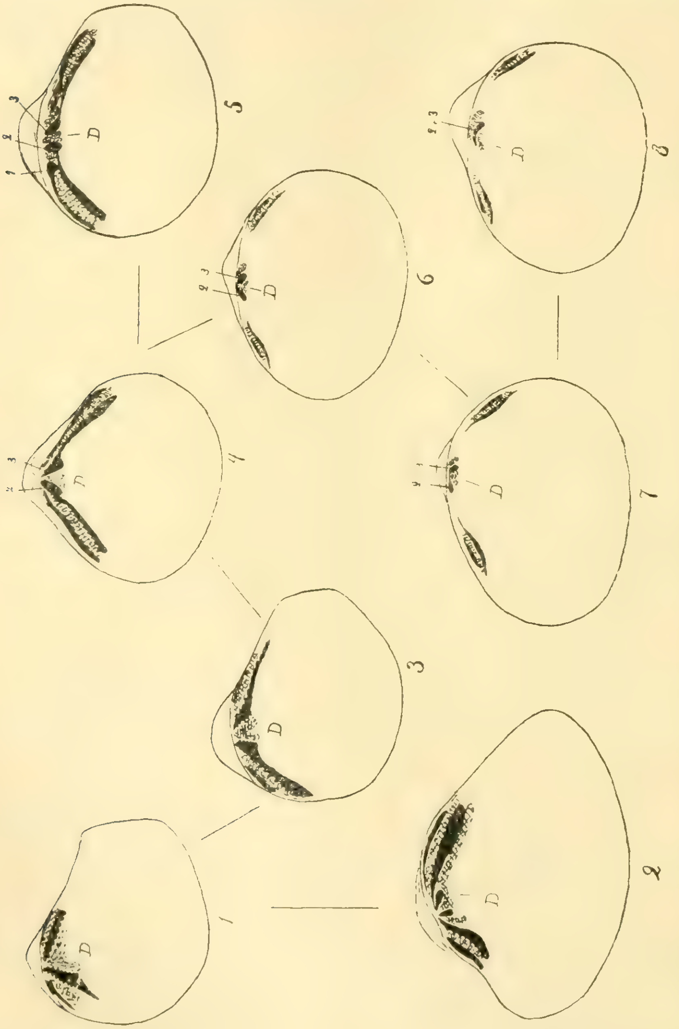


Fig. 40.

Schematische Darstellung der phylogenetischen Weiterentwicklung des *Trigonia*-Schlosses. *D.* Dreieckzahn; die kleinen Ziffern bezeichnen homologe Kardinalzähne. 1) *Trigonia pectinata*, 2) *Castalia cordata*, 3) hypothetische Zwischenform, 4) *Cyrena rugosa*, 5) *Corbicula rivalis*, 6) *Sphaerium rivicola*, 7) *Pisidium amnicum*, 8) *Pisidium obtusale*.

Kardinalzähne gibt es bei *Sphaerium* zwei in jeder Schalenklappe, und in der rechten Klappe entsprechen diese ersichtlich mz'_1 und mz'_2 bei *C. rugosa* (= 2 und 3 bei *C. rivalis*). Der zwischen diesen hineinpassende linke Kardinalzahn entspricht darum dem Dreieckzahn, der bei *Sphaerium* seine ursprüngliche Form in Miniatur beibehalten hat. Hinter diesem liegt ein zweiter Kardinalzahn, dem hintersten bei *C. rivalis* entsprechend.

Von *Sphaerium* ist der Schritt bis *Pisidium* nicht weit. Bei dieser Gattung erfahren die Kardinalzähne eine Umlagerung, die eine Korrelationserscheinung zu dem schon hervorgehobenen Zurückschieben der Umbonen ist und also dieselbe Ursache hat wie die Lage der Nephridien. Die Kardinalzähne der linken Schale kommen durch diese Verschiebung nicht hinter-, sondern übereinander zu liegen. Zwischen beide greift der einzige Zahn der rechten Klappe ein, der als die beiden zusammengeschmolzenen *Sphaerium*-Zähne aufzufassen ist. Interessant ist es, daß bei den größeren, *Sphaerium*-ähnlichen Pisidien die Zahnverhältnisse mit *Sphaerium* übereinstimmen. Innerhalb der Gattung *Pisidium* findet man übrigens Stadien, die zu noch mehr verändertem Schloßbau hinüberleiten.

Aus der obenstehenden Auseinandersetzung geht unstreitig hervor, daß die Schalenzähne uns eine Möglichkeit geben, die phylogenetischen Probleme mit Sicherheit zu beurteilen. In diesem Fall haben sie uns die Entstehung der Cyreniden und Sphaeriden aus *Trigonia*-ähnlichen oder nahe verwandten Vorfahren gezeigt. Man hat bisher über die Herstammung dieser Formen in Ungewissheit geschwebt und sie als Verwandte von den Astartiden oder den Cypriniden aufgefaßt[1]. Die obenstehende Untersuchung der Schalenzähne widerlegt aber diese Auffassung, und daß auch unsre Kenntnis der Nephridien dasselbe tut, haben wir schon oben bemerkt, wenn wir diese aus einer niedrigen Grundform hergeleitet haben, die mit den Unionidenvorfahren gemeinsam war und sehr gut eine alte *Trigonia* repräsentieren könnte.

Diese Beispiele mögen genügen, um die Übereinstimmung zu zeigen, in welcher die inneren anatomischen Befunde zu den Schalencharakteren stehen. Daraus ergibt sich also, daß wir der Morphologie der Nephridien einen großen Wert beimessen können, um die Phylogenie zu beurteilen, daß aber die Kiemen in dieser Hinsicht weniger geeignet oder nicht genügend studiert worden sind.

---

[1] Neumayr (1891) leitet *Cyrena* von *Cyprina* ab und von *Cyrena* die mit gestreiften Zähnen versehenen *Corbicula*-Formen. — Neuerdings hat man die Unioniden von der Trigoniidengattung *Trigonodus* hergeleitet (Waagen 1907). Die Cyreniden dürften dann von der verwandten *Heminajas* abstammen?

Über die sonstige Organisation der Lamellibranchien liegen noch keine kritisch behandelten Untersuchungen vor, die mit den Befunden aus den Nephridien verglichen werden könnten. Nur so viel will ich hier beifügen, daß bei den Protobranchia und Arcacea der Fuß mit Kriechsohle versehen ist, die doch, wenigstens bei den Nuculiden, nicht als eine solche funktioniert. Interessant ist es, daß bei den Pisidien allein unter allen Lamellibranchien (mit wenigen Ausnahmen) eine solche vorkommt, und daß diese den zungenähnlichen dorsoventral abgeplatteten Fuß zum Kriechen im Sinn der Gastropoden verwenden.

Auch andre ökologische und geologische Tatsachen können in diesem speziellen Fall angeführt werden, um diese Theorie der Abstammung der Sphaeriiden und der Verwandten zu stützen. Ich will nur im Vorbeigehen bemerken, daß die Cyreniden sowohl Brackwasser- als Süßwasserbewohner sind, und daß die fossilen Trigonien sowohl in Meeres- als in Aestuarienablagerungen vorkommen.

Unsre Theorie hat also auch ein faunistisches Interesse, indem es die Entstehung eines Teiles der Süßwasserfauna erklärt, der bisher unbekannt geblieben ist, und zwar auf eine Weise, die auch durch faunistische Übergangsstadien gestützt wird, so daß es nun möglich ist, die allmähliche Anpassung sowohl in anatomischer als in ökologischer Hinsicht Schritt für Schritt zu verfolgen.

Anhang.

Bemerkungen über das System der Lamellibranchien.

Obgleich es nicht meine Absicht gewesen ist, auf das Nephridium ein System der Lamellibranchien zu gründen, kann ich nicht unterlassen, die Konsequenzen dieser Untersuchung in bezug auf das System etwas zu erörtern.

Die gegenwärtig von der Mehrzahl angenommenen Systeme sind das von NEUMAYR (1891) auf die Schalencharaktere und das von PELSENEER (1891) auf die Befunde der inneren Anatomie gegründete; dem letzteren Forscher kommt das Verdienst zu, zuerst rein anatomische Gesichtspunkte für systematische (= phylogenetische) Zwecke verwendet zu haben.

Daß dieses Bestreben aber ein gleich einseitiges Resultat mitbringt, als wenn man nur die Schalencharaktere berücksichtigen wollte, haben wir im obigen vielfach nachweisen können. Diese Unzulänglichkeit hat Grobben (1893 u. 1894) abzuhelfen gesucht, indem er ein System vorgeschlagen hat, das sowohl anatomische als conchologische Charaktere verwertet.

Pelseneer hat als die ursprünglichste Gruppe die Protobranchien aufgestellt, Neumayr auf paläontologische Gründe die Palaeoconchen, und beide Abteilungen müssen acceptiert werden. Wie von Grobben hervorgehoben worden ist, kann man aber die Palaeoconchen als eine Untergruppe innerhalb der Protobranchien auffassen. Über diese Gruppen scheint daher kein Zweifel zu herrschen.

Die Sache ändert sich aber bei dem nächsten Schritt. In die Ordnung Filibranchia führt Pelseneer verschiedene Formen zusammen. Einerseits hebt Jackson hervor, daß die Anomiiden mit den Pectiniden verwandt sind, andrerseits vertritt Neumayr die Ansicht, daß die Mytiliden sich sehr nahe den Aviculiden anschließen, mit welchen sie während der paläozoischen Zeit durch Zwischenformen verbunden waren.

Über die Beziehungen der Trigoniiden und Arciden zueinander nach Neumayr haben wir oben gesprochen. Die Schalencharaktere bestätigen die antomischen Befunde. Auch bei den übrigen Filibranchia gibt das Nephridium das Resultat, daß die Schalencharaktere größeren systematischen Wert haben als die Kiemen, so daß es uns zwingt, die Anomiiden an die Pectiniden und die Mytiliden an die Aviculiden zu führen.

Am meisten natürlich begrenzt sich die Gruppe der Pseudolamellibranchien von Pelseneer. Über die nahe Zusammengehörigkeit der Fam. Aviculidae, Pectinidae, Limidae und Ostreidae ist kein Zweifel ausgesprochen worden. Für diese Gruppe hat Neumayr, mit Aufnahme der Mytiliden und der Anomiiden, eine selbständige Ordnung Anisomyaria, gebildet. Dall (1895) führt sämtliche Anisomyaria zu seiner Ordnung Prionodesmacea auf, sondert sie aber in der Weise voneinander ab, daß er die Pinniden usw., die Ostreiden, Unioniden und Trigoniiden in die Gruppe Schizodonta zusammenfaßt, die Pectiniden, Limiden und Anomiiden als Isodonta zusammenführt und die Mytiliden mit den Dreissensiiden und den Modiolarciden als Dysodonta vereinigt.

Dall steht aber in dieser Auffassung ganz allein; die Systeme von Pelseneer und Neumayr bezeichnen dagegen natürlichere Gruppierungen. Die Kenntnis der Nephridien ergibt einen Stammbaum, der viel an beide erinnert, und die volle Übereinstimmung mit Neumayr ist auffällig. Grobben behält darum mit Recht die Ordnung der

Anisomyarien von Neumayr unverändert bei, und ich schließe mich vollständig an diese Auffassung an.

Obgleich die Anomiiden oft als den Ostreiden am nächsten stehend betrachtet werden, lehrt das Nephridium, daß sie mit den Pectiniden größere Verwandtschaft haben. Jackson (1890) kommt zu demselben Resultat. Er zeigt, daß junge Anomien eine normale anatomische Organisation haben, z. B. daß das Perikardium das Herz umschließt, und gelangt schließlich zu dem Schlusse, daß »Anomia, anatomically and in shell structure, is much more nearly allied to *Pecten* than to *Ostrea*« (l. c. S. 362).

Neumayr leitet die Anisomyarien von den sog. Taxodonten (Nuculidae und Arcidae) her. Ich habe hervorgehoben, daß sie durch das *Lima*-Nephridium Verwandtschaft mit den Nuculiden zeigen. Jackson spricht dieselbe Überzeugung aus: »It is extremely probable that Nucula or a Nuculoid form is the type we are seeking as the early ancestral radical represented by the completed prodissoconch in the development of *Avicula*, *Perna*, *Ostrea*, *Pecten*, *Anomia* and their allies« (l. c. S. 379).

Wenn wir jetzt zu Pelseneers Ordnung Eulamellibranchia gelangen, können wir sogleich anfangs feststellen, daß in dieser besonders die Submytilacea heterogene Elemente enthalten. Neumayr hat schon die Unioniden von den übrigen als Abkömmlinge der Trigoniiden gesondert, und ich habe zu demselben Stamm die Cyreniden, Sphaeriiden und Cyrenelliden zurückgeführt. Wenn man diese Beschränkung gemacht hat, kann der Rest der Ordnung auf Grund des Nephridiums in zwei verschiedene Gruppen eingeteilt werden, welche im ganzen mit den Heterodonten und den Desmodonten von Neumayr zusammenfallen.

Grobben stimmt (1893) in dieser Hinsicht mit Neumayr überein, leugnet aber (1894) für die Desmodonten, gegen Neumayr, einen getrennten Ursprung aus Paläoconchen. Das Nephridium gibt keinen Anhaltspunkt, diese Frage zu beurteilen. Vielleicht gibt es Stützen dafür, daß diese Gruppe sich aus *Solemya*-ähnlichen Vorfahren entwickelt habe, nähere Verwandtschaft zu dieser Form zeigt es doch nicht. In der Begrenzung der Ordnung Desmodonta muß aber eine unwesentliche Veränderung vorgenommen werden, indem nicht nur die Familien der Mactriden und der Saxicaviden, sondern vielleicht auch die Telliniden (wenigstens *Scrobicularia*) und Soleniden zu den Desmodonten zu führen sind.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Dreissensiiden und der Modiolarciden, die nahe miteinander verwandt sind, bleiben zweifelhaft. Von den Mytiliden müssen sie aber getrennt werden.

Es ist jedoch hier noch einmal hervorzuheben, daß, wenn auch das Nephridium für systematische Zwecke im großen verwendbar ist, es nicht weitgehende Distinktionen zu geben vermag, und daß wir also auch andre Charaktere berücksichtigen müssen, um das System der Muscheln endgültig aufzubauen.

Stockholm, im Februar 1912.

Literaturverzeichnis.

KARL AHTING, Über die Entwicklung des BOJANUSschen Organs und des Herzens von Mytilus edulis Linn. Zool. Anz. Bd. XXIII. 1900.

— Untersuchungen über die Entwicklung des BOJANUSschen Organs und des Herzens der Lamellibranchier. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXXVI. Hft. 1 u. 2. 1901.

F. BERNARD, Anatomie de Chlamydoconcha Orcutti Dall, Lamellibranche à coquille interne. Annales des Sci. Nat. Sér. IX. Tome 4. 1897.

ST. BEUK, Zur Kenntnis des Baues der Niere und der Morphologie von Teredo L. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XI. 1899.

R. H. BURNE, On the renal organs of Nucula nucleus Linn. P. Malac. Soc. London. Bd. V. 1903.

W. H. DALL, A new Classification of the Pelecypoda etc. Trans. WAGNER Free Inst. of Science, Philadelphia. Vol. III. 1895.

G. A. DREW, The anatomy of Sphaerium sulcatum Lam. Proc. Iowa Acad. of Sci. Vol. III. 1896.

— Some observations on the Habits, Anatomy and Embryology of Members of the Protobranchia. Anat. Anz. Bd. XV. 1899.

E. EGGER, Jouannetia Cumingii Sow. Eine morphologische Untersuchung. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. VIII. 1887.

R. GARNER, On the Anatomy of the Lamellibranchiate Conchifera. Transact. Zool. Soc. London. Vol. II. 1841.

CARL GROBBEN, Beiträge zur Kenntnis des Baues von Cuspidaria (Neaera) cuspidata Olivi. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. X. 1893.

— Zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien, Math.-naturwiss. Kl. Bd. CIII. 1894.

— Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Tridacniden. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien. 1898.

— Zur Kenntnis der Morphologie und Anatomie von Meleagrina. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien. 1901.

R. T. JACKSON, Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their allies. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. IV. 1890.

J. JOHNSTONE, Cardium. Liverpool Mar. Biol. Comm. Mem. Nr. 11. 1899.

J. L. KELLOGG, Some Notes from a Study in the Morphology of the Lamellibranchiata. J. HOPKINS University Circulars. Nr. 97. 1892.

H. de Lacaze-Duthiers, Recherches sur les Organes génitaux des Acéphales lamellibranches. Annales des Sci. Nat. Zool. Tome II. 1854.

— Mémoire sur l'organe de Bojanus des Acephales lamellibranches. Annales des Sci. Nat. Zool. Tome IV. 1855.

— Morphologie des Acephales I. Anatomie de l'arrosoir (Aspergillum dichotomum L. Reeve). Arch. Zool. Expér. Sér. II. Tome I. 1883.

— Morphologie de Tridacna elongata et de Hippopus. Ebenda. Sér. III. Tome X. 1902.

Arnold Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Mollusca, von Karl Hescheler. 1900.

M. Neumayr, Über die Herkunft der Unioniden. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien, Math.-naturw. Kl. Bd. XCVIII. 1889.

— Beiträge zu einer morphologischen Einteilung der Bivalven. Aus den hinterlassenen Schriften des Prof. M. Neumayr mit einem Vorworte von E. Suess. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. LVIII. 1891.

Nils Odhner, Die Mollusken der Lappländischen Hochgebirge. Naturwiss. Unters. d. Sarekgebirges in Schwedisch-Lappland, geleitet von Dr. Axel Hamberg. Bd. IV. Lief. 2. Stockholm 1908.

A. E. Ortmann, The anatomical structure of certain exotic Naiades compared with that of the North American forms. Nautilus 1911.

P. Pelseneer, Contribution à l'étude des lamellibranches. Archives de Biologie. Tome XI. 1891.

— Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. cour. et Mém. d. savants étrangers publ. par l'Acad. roy. de Belgique. Tome LVII. 1898—99.

— Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches). Résultats du Voyage du S. Y. Belgica. Anvers 1903.

W. M. Rankin, Über das Bojanussche Organ der Teichmuschel (Anodonta cygnea Lam.). Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIV. 1890.

A. Sabatier, Anatomie de la Moule commune. Annales des Sci. Nat. Tome V. Nr. 1 et 2. 1877.

F. Sandberger, Die Land- und Süßwasserconchylien der Vorwelt. Wiesbaden 1870—1875.

M. Sassi, Zur Anatomie von Anomia ephippium. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XV. 1903.

Ch. P. Sigerfoos, Nat. History, Organization and late Development of the Teredinidae. Bull. of the Bureau of Fisheries. Vol. XXVII. Washington 1908.

G. Steinmann, Einführung in die Paläontologie. Leipzig 1903.

W. Stempell, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb. Supplement 4 (Fauna chilensis). 1898.

— Zur Anatomie von Solemya togata Poli. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XIII. 1899.

Joh. Thiele, Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXII. 1902.

K. Tocl, Poznamky o Bojanovu orgánu hrachovky Sphaerium rivicola Leach. Sitz.-Ber. Böhmisch. Ges. Nr. 21. 1894.

L. Waagen, Die Lamellibranchien der Pachycardientuffe der Seiser Alm. Abh. d. k. k. Geol. Reichsanst. Bd. XVIII. Wien 1907.

H. E. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen:

a.o, äußere Öffnung, Nephroprokt;
bl.s, Blutsinus;
c.p, «couloir péricardique»;
d, Darm;
d.g, Ductus genitalis;
d.s, distaler Schenkel;
f, Fuß;
gangl, Ganglion (viscerale);
gen, Genitalorgan;
g.o, Genitalöffnung;
g.p.g, Gonoperikardialporus;
h, Herz;
i.o, innere Öffnung, Nephrostom;
k, Kieme;
k.a, *k.i*, *k.h*, *k.v*, äußere, innere, hintere vordere Kieme;
komm, Kommunikation der Nephridien;
l, Leber;
m, Mantel;
mh, Mantelhöhle;
n, Nerv;
nephr, Nephridium;
ov, Ovarien;
per, Perikardium;
pr.s, proximaler Schenkel;
r.p, Retractor pedis;
s.b, Suprabranchialkammer;
s.l, Seitenlobe;
s.m, Schließmuskel;
sp, Sperma;
s.urg, Sinus urogenitalis;
ur, Ureter;
v, Vorkammer;
w, Wimpertrichter.

Embryologische Untersuchungen an Aphiden
nebst theoretischen Erwägungen über den morphologischen Wert der Dotterelemente (Dotterzellen, Vitellophagen, Dotterepithel, Merocyten, Parablast) im allgemeinen.

Von

Dr. **Jan Hirschler**

Privatdozent d. Zoologie u. vergl. Anatomie a. d. Universität Lemberg.

(Aus dem zoologischen Institut a. d. Universität Lemberg.)

Mit 7 Figuren im Text und Tafel XII u. XIII.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Spezieller Teil.
1. Einleitung 393
2. Material und technisches Verfahren 396
3. Beiträge zur Furchung, Blastodermbildung und der Entwicklung des sogenannten unteren Blattes 398
4. Entwicklung des Darmes 407
5. Dotterarmut als modifizierender Faktor 418
Allgemeiner Teil.
6. Über den morphologischen Wert der Dotterelemente. 420

Spezieller Teil.

1. Einleitung.

Zwei Fragen waren es vor allem, die im letzten Dezennium, in weiteren Kreisen der sich mit der Insektenembryologie befassenden Forscher, ein regeres Interesse erweckten, und zwar: die Entwicklung des Mitteldarms und der morphologische Wert der Dotterzellen. Bezüglich der ersten Frage wurde bereits eine ziemlich große Einigung erreicht, indem man auf Grund von Untersuchungen, die an verschiedenen Insektengruppen angestellt wurden, den Mitteldarm als ein Entodermderivat anzusehen, geneigt ist. Die zweite Frage bedarf noch, meiner Ansicht nach, einer Klärung, wozu der letzte Abschnitt dieser Arbeit gewissermaßen beizutragen vermag. Sämtliche Entwicklungsvorgänge wurden im letzten Dezennium nur an dotterreichen Insekteneiern geprüft, es schien mir nun angezeigt, ihnen an dotterarmen Eiern, wie sie manchen viviparen Insekten zukommen, nachzuforschen. Übt doch der Dotter, was uns aus der Entwicklung verschiedener Tierklassen bekannt ist, einen mächtigen Einfluß auf die morphogenetischen Vorgänge aus, so konnte dasselbe auch für die Insektenembryonen vermutet werden. Es schwebte mir somit in dieser Arbeit derselbe Gedanke vor, welcher den Experimentator auf seinen Wegen leitet, nämlich aus den Vorgängen, die sich in äußerst dotterarmen Eiern abspielen, auf den Einfluß des Dotters, wo er in großer Menge vorhanden ist, zu schließen. Zwar scheint Dotterarmut der Insekteneier ein sekundäres Merkmal zu sein, nichtsdestoweniger könnte vielleicht auch in diesem Falle das gegenseitige Verhältnis zwischen Dotter und Embryo näher erläutert werden.

Für meine Untersuchungen wählte ich die Aphiden, deren Embryonen, wie bekannt, sich während der Sommermonate im Leibe der Weibchen aus dotterarmen, parthenogenetischen Eiern entwickeln. Zu dieser Wahl bewogen mich aber auch andere Gründe: So beabsichtigte ich die Embryologie der Rhynchoten, worüber wir derzeit ziemlich dürftig unterrichtet sind, etwas zu fördern, anderseits schien es mir nötig, die Angaben früherer Autoren (MECZNIKOW, WITLACZIL, WILL, u. a.), die sich speziell auf die Aphiden beziehen, und mit den neueren Befunden an andern Insekten nicht immer im Einklange stehen, nochmals auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Zwei Probleme erforderten hier vor allem eine Nachuntersuchung: Die Entwicklung des sogenannten Pseudovitellus und die Entwicklung des Darms, die ja mit andern Vorgängen, nämlich mit dem Verhalten der Dotterzellen und der Differenzierung des sogenannten unteren Blattes (Entoderm) sehr innig verbunden sind. Bezüglich des ersten Problems wurde seitens älterer Forscher (MECZNIKOW, WITLACZIL) eine Einwanderung von Zellen aus dem Eifollikel in den Embryo angenommen, während WILL dies in Abrede stellt und den Pseudovitellus aus dem Follikelepithel, aber ohne Anteil von Zellen, sich entwickeln läßt. Ähnliches ergibt sich aus der Arbeit STEVENS' und auch die Angaben ŠULCS, der den Pseudovitellus als symbiotische Saccharomyceten auffaßt, sprechen gegen die Angaben MECZNIKOWS und WITLACZILS. Diesen Befunden entgegen konnte TANNREUTHER in den dotterreichen Wintereiern eine Einwanderung von Kernen aus dem Follikelepithel in das Ei feststellen und ihre rege Vermehrung innerhalb desselben, die zuletzt zur Entwicklung des Pseudovitellus führt, beobachten. Wintereier lagen mir zwar nicht zur Verfügung vor, angesichts dessen aber, daß das Verhalten und der Bau des Pseudovitellus sowohl in den Sommer- wie auch in den Wintereiern sich gleich gestalten, konnte mit großer Wahrscheinlichkeit aus der Entwicklung desselben in den Sommereiern, auf den nämlichen Vorgang in den Wintereiern geschlossen werden.

Bezüglich des zweiten Problems finden wir derzeit folgende Angaben: MECZNIKOW faßt den Mitteldarm der Aphiden als ein Entodermderivat auf, wie sich aber letzteres entwickelt und wie aus ihm der genannte Darmabschnitt aufgebaut wird, darüber kann man auf Grund seiner Angaben, die auf Toto-Präparaten fußen, nicht vollkommen ins Klare kommen. Nach WITLACZIL wird bei den Aphiden überhaupt kein Mitteldarm angelegt, der ganze Darmtractus verdankt seine Entstehung dem Stomo- und Proctodäum, die in älteren Entwicklungsstadien mit ihren Enden miteinander verwachsen; danach treten ihre Lumina in Verbindung, damit ist der Darm hergestellt. Das Entoderm ist, nach ihm, ausschließlich durch die Dotterzellen repräsentiert, das sogenannte untere Blatt deutet er als Mesoderm. Da nun aber die Dotterzellen zuletzt in Degeneration verfallen, faßt er das fertige Insekt als ein Produkt nur zweier Keimblätter (Ectoderm und Mesoderm) auf, eine Annahme, die in den späteren Arbeiten HEYMONS', von neuem erschien. WILLS theoretische Deutungen entsprechen denjenigen WITLACZILS vollkommen. Auch er spricht das untere Blatt als Mesoderm, die Dotterzellen als Entoderm an, stellt aber dagegen die Degeneration der letzteren in Abrede und läßt sich eben den Mitteldarm aus ihnen entwickeln.

WILTACZILS und WILLS Angaben, sowohl faktischer wie auch theoretischer Natur, würden heute angesichts zahlreicher Untersuchungen, die sich auf die Embryologie verschiedener Insektengruppen beziehen, kaum im ganzen eine Zustimmung finden. Theoretisch stehen sie auf dem Standpunkte WEISMANNS und WILL unterscheidet deutlich in der Gastrulation der Insekten zwei Phasen. Seine Phasen entsprechen aber weder den HEYMONSschen, noch denjenigen, die ich in meinen früheren Arbeiten erwähnt habe. Die erste Gastrulationsphase ist nach ihm die Einwanderung der Dotterzellen in den Dotter, die zweite, trotzdem hier seiner Meinung nach kein Entoderm gebildet wird, die Entwicklung des sogenannten unteren Blattes — wird aber kein Entoderm gebildet, so kann auch dieser ganze Vorgang nicht als ein Gastrulationsakt aufgefaßt werden — es herrscht also hier ein Widerspruch.

Die erste Gastrulationsphase WILLS entspricht der zweiten Gastrulationsphase (perivitelline Sonderung) HEYMONS', während ich als diese die Entwicklung des unteren Blattes (des Entoderms) anspreche. Die erste Gastrulationsphase — die intravitelline Sonderung, worin ich mit HEYMONS übereinstimme, herrscht bei den Aphiden nach den Angaben WILLS nicht. HEYMONS hat mit WILL dies gemein, daß sie das untere Blatt als Mesoderm deuten. Bezüglich dieser Frage bin ich in meinen früheren Arbeiten (1907, 1909) auf Grund des Vergleiches der Onychophoren- und Myriopodenontogenie mit der Insektenentwicklung, vom genetischen (morphologischen) Standpunkte zum Schlusse gelangt, daß abgesehen vom Entwicklungsmodus des unteren Blattes, dieses als Entoderm aufzufassen ist. Meinen Deutungen traten dann KORSCHELT und HEIDER in ihrem trefflichen Handbuche bei und dieselbe Meinung wird auch seitens vieler Forscher (ESCHERICH, SCHWANGART, DICKEL, NUSBAUM und FULINSKI, NOACK u. a.) vertreten.

Bezüglich der faktischen Angaben, steht die Entwicklung des Darms, wie sie WITLACZIL beobachtet hat, einzig in der Literatur da und weckt darum ein gewisses Bedenken. Die Entstehung des Mitteldarms aus Dotterzellen, was seitens WILL und von einigen älteren Forschern behauptet wurde, erscheint uns heute für die Entwicklung der Pterygoten ziemlich ungewöhnlich, obwohl die Dotterarmut der Sommereier, die Lebenskraft der Dotterzellen, durch die Einschränkung ihrer Funktion als Vitellophagen, wohl steigern und zum Aufbau des Mitteldarms befähigt machen könnte. Diese Frage mag in den folgenden Abschnitten näher behandelt werden.

Erwähnt sei noch, daß die vorliegende Arbeit eine Fortsetzung meiner Untersuchungen ist, die ich vor einem Jahre begonnen und deren Ergebnisse schon teilweise an einer andern Stelle[1] veröffentlicht wurden.

Meinem hochgeehrten Lehrer, Prof. JOSEF NUSBAUM, in dessen Institut die vorliegende Arbeit unternommen wurde, spreche ich für sein freundliches Entgegenkommen meinen herzlichsten Dank aus.

2. Material und technisches Verfahren.

Als Untersuchungsobjekt dienten mir einige Arten, wie *Rhopalosiphum nympheae*, *Aphis rosae* und eine nicht näher bestimmte an *Rumex* lebende Species, wobei ich meine Beobachtungen hauptsächlich an den Embryonen der zuerst genannten Species anstellte und die zwei andern gelegentlich zum Vergleiche heranzog. Die trächtigen Weibchen sämtlicher Arten wurden in den Monaten Juni und Juli eingesammelt und zwar Individuen verschiedenen Alters von ganz kleinen, unlängst dem Mutterleibe entschlüpften angefangen bis zu vollkommen erwachsenen Exemplaren. Unter der Lupe wurde ihnen der Kopf und womöglich die Beine entfernt, Körperteile die stärker chitinisiert sind und die Schnittfähigkeit des Objektes ungünstig beeinflussen könnten, außerdem, um den Fixiermitteln den Eintritt zu erleichtern, machte ich behutsam mittelst spitzen Nadeln einen Einriß in der Thoracalgegend und übertrug sogleich die Tiere in die Konservierungsflüssigkeit. Als letzterer bediente ich mich hauptsächlich des CARNOYschen Gemisches[1], welches sich zu meinen Zwecken vortrefflich erwies und meinerseits für embryologische Studien empfohlen werden kann. Nur muß dabei die Fixierungsdauer richtig abgepaßt werden, denn sowohl zu langes, wie auch zu kurzes Verweilen in der Konservierungsflüssigkeit beeinträchtigt die Objekte schädlich. Ein halbstündiges Fixieren gab mir in meinem Falle die besten Resultate. Die auf die übliche Weise in Paraffin eingebetteten (Einbettungsdauer 4—5 Stunden) Objekte wurden danach in Schnittserien zerlegt, deren Dicke, worin ich anderen Autoren (TANNREUTHER) folgte, zuerst 6 μ betrug. Bald überzeugte ich mich aber, daß bei dieser Schnittdicke die Klarheit des mikroskopischen Bildes, wegen der Kleinheit der Zellenelemente, beträchtlich leidet und ich ging nun später in der Schnittdicke auf 4—3 μ herab, was die Deutlichkeit des Bildes bedeutend förderte. Will man aber bei dieser Schnittdicke tadellose Serien erhalten, so ist die Orientierung unserer Objekte zur Messerschärfe nicht gleichgültig. Der Chitinpanzer der Aphiden ist zwar zart, dennoch richtet er an dünnen Schnitten bei ungünstiger Einstellung des Objektes viel Schaden an. Diesem Übel kann man nun auf diese Weise beikommen, daß man das Aphidenweibchen mit seiner Längsachse senkrecht zur Messerschärfe orientiert, wodurch das Chitin beim Schneiden auf einer möglichst kurzen Strecke mit der Messerschärfe in Berührung kommt, was sich von selbst aus der Form dieses Objektes ergibt. Außerdem wurden immer die Weibchen mit ihren Hinterenden dem Messer zugekehrt, wodurch wiederum der schädliche Einfluß des Chitins und der Muskeln, die reichlicher im Thorax vorhanden sind, sich beseitigen ließ. Zur Färbung der Schnitte gebrauchte ich DELAFIELDsches- oder Eisenhämatoxylin, mit Eosin oder Thiazinrot kombiniert

---

[1] Festschrift für Prof. Dr. JOSEF NUSBAUM, zum 30jährigen Jubiläum seiner wissenschaftlichen Tätigkeit. Lemberg 1911 (polnisch).

---

[1] Reine Sublimatlösung, oder mit einem Zusatze von Essigsäure, gab mir keine befriedigenden Resultate.

3. Beiträge zur Furchung, Blastodermbildung und der Entwicklung des sogenannten unteren Blattes.

Bezüglich der Furchung und Blastodermbildung bin ich an den von mir untersuchten Arten zu etwas andern Schlüssen gelangt, wie meine Vorgänger. WITLACZIL, der die genannten Vorgänge hauptsächlich an *Aphis platanoides* studierte, findet während der jüngeren Furchungsstadien alle Kerne an der Eiperipherie. Hinsichtlich etwas älterer Stadien lauten seine Angaben folgendermaßen: »Auf dem Stadium mit 16 Kernen finden wir meist einen derselben mehr inmitten des Dotters gelagert, während die übrigen an der Peripherie desselben liegen. Doch erst im nächsten, dem 32kernigen entsprechenden Stadium finden wir 30 Zellkerne . . . in die äußere Protoplasmaschicht gerückt, während sich zwei Kerne in der Mitte des Dotters finden.« WILL, der seine Untersuchungen hauptsächlich an *Aphis pelargonii* anstellte, nimmt eine Auswanderung sämtlicher Furchungskerne an die Eiperipherie an, wobei es seiner Ansicht nach immerhin möglich bleibt, »daß einige Blastodermzellen wirklich im Dotter zurückbleiben und dann mit zur Bildung des Entoderms verwendet werden, obwohl er dies für unwahrscheinlich« hält. Wenig sicheres finden wir darüber auch in der Arbeit TANNREUTHERS, die sich vor allem mit der Entwicklung von *Melanoxanthus salicis* befaßt und deren Angaben mit denjenigen WITLACZILS übereinstimmen. Ähnliches könnte auch von der Arbeit STEVENS' gesagt werden, wo das Gewicht auf die proontogenetischen Vorgänge (Ovogenese und Spermatogenese) gelegt, während die ersten Entwicklungsstadien von *Aphis rosae* nur gestreift wurden.

Ich habe nun an den Eiern von *Rhopalosiphum nympheae* diese Vorgänge etwas eingehender untersucht und bin zu folgenden Ergebnissen gelangt: An vollkommen entwickelten Eiern, bei denen der Dotter schon ausgebildet ist, finden wir den Furchungskern entweder in der Mitte des Eies, oder etwas näher der Eiperipherie zu liegen. In beiden Fällen ist er durch einen Plasmahof umgeben, welcher bei centraler Lage des Kernes mittels feiner Ausläufer mit dem Protoplasmanetze, das sich zwischen dem Dotter durch das Ei ausbreitet, verbunden ist, während er bei seiner excentrischer Stellung durch einen ziemlich dicken Protoplasmaarm mit dem peripheren WEISMANNschen Keimhautblastem, welches allen Eiern zukommt, in Verbindung steht. Manchmal, obwohl selten, kommt der Kern fast peripher zu liegen, in welchem Falle sein Plasmahof wie eine Ausbuchtung des Keimhautblastems erscheint. Die erste Kernspindel kann, bei centraler Lage des Kernes, zu den Eipolen, die durch die angrenzende Endkammer und das nächste Eifollikel bestimmt sind, sehr verschieden orientiert sein. Liegt dagegen der Kern exzentrisch, so ist die Kernspindel entweder senkrecht oder mehr weniger tangential (secant) zur Eiperipherie orientiert. Von der Einstellung der ersten Kernspindel hängt aber, wie bekannt, die Lage der ersten zwei Furchungskerne ab. Diese liegen entweder in der Mitte des Eies in einer gewissen Entfernung voneinander, wobei ihre Plasmahöfe gewöhnlich mit dem Keimhautblastem in einer innigeren Verbindung verbleiben oder es liegt einer central, der andre mehr peripher, manchmal kommen auch beide ziemlich peripher zu liegen. Ich möchte nun die erste Stellung der Furchungskerne auf die centrale Spindel, die zweite auf die acentrische und senkrecht zur Eioberfläche orientierte, die dritte auf die acentrische und tangential zur Eioberfläche orientierte zurückführen. Dies wären meiner Ansicht nach, die drei typischen Stellungen der ersten zwei Furchungskerne, zwischen welchen alle möglichen Übergänge zu finden sind.

Durch ihre simultane Teilung entsteht das vierzellige Stadium, welches bei *Rhopalosiphum* schon eine leicht ovale Form annimmt, wobei die Längsachse dieses Ovals beide vorher genannten Eipole trifft. Hier könnte man bezüglich der Lage der Furchungskerne zwei Typen, die wiederum durch Übergänge überbrückt werden, unterscheiden und zwar liegen in den einen Fällen alle Kerne peripher oder man trifft einen von ihnen etwas mehr gegen die Eimitte vorgerückt. Der erste Typus könnte wohl, wenn wir eine gewisse Wanderung der Kerne wie aus der Entwicklung andrer Insekten bekannt ist, annehmen, aus allen drei genannten Stellungen der zwei ersten Furchungskerne resultieren, den zweiten möchte ich dagegen als aus der zweiten Stellung hervorgegangen ansehen. Ich möchte nämlich den gegen die Eimitte vorgerückten Kern für einen Abkömmling des central im Ei gelegenen Furchungskernes des zweizelligen Stadiums ansehen, wobei der zweite an die Peripherie gerückt ist. Es scheint mir nun im allgemeinen berechtigt, angesichts dessen, daß in manchen Fällen einer der zwei Kerne central gelegen und daß im vierzelligen Stadium wiederum oft ein Kern mehr centralwärts gelagert ist, anzunehmen, daß bei *Rhopalosiphum* nicht immer alle Kerne an die Peripherie gelangen, sondern daß auch hier, wie bei den meisten Insekten, Furchungsprodukte im Eiinnern zurückbleiben. Merkwürdig könnte hier vielleicht dies erscheinen, daß bei ein und derselben Art die Furchungskerne ein verschiedenes Verhalten aufweisen, dem gegenüber wäre zu erwähnen, daß die dotterarmen, kleinen Aphideneier eben zur Feststellung dieser Varianten sich vorzüglich eignen, während dieselbe, bei den dotterreichen, großen Insekteneiern erheblich erschwert wird, wodurch auch die bezüglichen Vorgänge noch immer nicht genügend in ihren Einzelheiten bekannt sind. Anderseits wäre auch hervorzuheben, daß die Kleinheit der Aphideneier das Bestehen solcher Varianten begünstigt, denn auch ganz geringe Kernverschiebungen, die in den großen Insekteneiern oft nur untergeordnete Differenzen hervorbringen könnten, verursachen bei den ersteren schon ziemlich große Entwicklungsvarianten. Angesichts dessen nun, daß die Entwicklungsvarianten durch die Kleinheit der Eier begünstigt, letztere aber durch die Dotterarmut, die wiederum höchst wahrscheinlich mit der sekundär erworbenen Viviparität im Zusammenhang steht, verursacht wird, möchte ich ihnen keinen größeren morphologischen Wert zuschreiben. Immerhin aber scheint mir die Tatsache interessant zu sein, daß auch in den dotterarmen Aphideneiern die erste Gastrulationsphase (intravitelline Sonderung Heymons') vorhanden ist, die, wie bekannt, bei fast allen Insektengruppen festgestellt wurde und auch andern Rhynchoten (z. B. *Pyrrhocoris*, Karawajew) zuzukommen scheint. Hinsichtlich dieser Frage stimmen also meine Angaben mit denjenigen meiner Vorgänger (Witlaczil, Will) nicht überein.

Ich gehe nun weiter zur Entwicklung des Blastoderms über, welcher Vorgang bei den Aphiden auch nicht mit der gewünschten Einigkeit gelöst ist. Witlaczil ist nämlich bei *Aphis platanoides* zur Überzeugung gekommen, daß die peripher im Ei gelegenen Zellen ein allseits die Eioberfläche bedeckendes Blastoderm aufbauen. Will ist dagegen der Meinung, daß das Blastoderm nur am vorderen Eipol und an den seitlichen Partien des Eies entwickelt wird, während der hintere Eipol seiner entbehrt. Diese Öffnung deutet Will als Blastoporus, aus dessen Rändern ausschließlich die Dotterzellen abstammen sollen. Ähnlich äußert sich auch Tannreuther: "The blastoderm forms a continous epithelial band around the egg except at the extreme posterior end, where the so-called blastophore is formed. On either side of this opening the blastoderm begins to invaginate by a rapid proliferation of the nuclei." Bei *Rhopalosiphum* gestalten sich die Verhältnisse folgendermaßen: Durch tangentiale Teilungen der peripher gelagerten Kerne wird das Blastoderm gebildet, welches in den meisten Fällen den Dotter allseitig bedeckt. Da auf diesem Stadium, bei dieser Art, zwischen den Blastulis sehr bedeutende Größenunterschiede herrschen, so daß von zwei Keimtypen gesprochen werden kann (was näher in meiner früheren Arbeit[1] berücksichtigt wurde), zeigt auch das Blastodermepithel ein ziemlich verschiedenes Aussehen. In den großen Blastulae ist es überall fast kubisch, ähnlich gestaltet es sich auch in manchen kleinen Blastulae, kann hier aber auch überall abgeplattet sein, oder es erscheint in manchen Fällen, worauf schon WITLACZIL hindeutet, am vorderen Eipol cylindrisch, sonst abgeplattet. Am hinteren Eipol der meisten kleineren Blastulae konnte ich eine kleine Anhäufung von kugeligen Gebilden auffinden, die von außen in das Blastoderm eingekeilt ist und entweder frei gegen den Dotter vorragt, oder nach innen von den Blastodermzellen bedeckt wird. In dieser Anhäufung erkennen wir den Pseudovitellus, der in diesen Stadien noch ganz unansehnlich ist und in seiner Größe kaum einer Blastodermzelle gleichkommt. Den großen Blastulae fehlt er meist vollkommen. Aus dem Vergleiche zahlreicher kleiner Blastulae miteinander, die ihrem Alter nach sich mehr oder weniger gleich waren, ergab sich auch, daß die kleine Pseudovitellusanhäufung nicht immer dieselbe Form besitzt, und in den einen Fällen die Gestalt einer Linse, in den andern eines etwas größeren Pfropfes aufweist. Der Pfropf, dessen Länge größer von der Dicke des Blastodermepithels ist, ragt gewöhnlich frei gegen den Dotter, die Linse ist nur leicht eingekeilt. Übergangsformen lassen sich auch auffinden. In den Fällen, also wo der Pseudovitellus eine pfropfartige Form besitzt, könnte man die Blastula als am hinteren Eipole offen stehend betrachten, in allen andern, denen alle großen Blastulae zuzurechnen sind, ist der Dotter allseitig mit Zellen bedeckt, eine Öffnung ist nicht vorhanden. Ich kann also auf Grund eigner Erfahrung den genannten Forschern nur insofern Recht geben, daß tatsächlich beiderlei Fälle vorkommen, pflichte ihnen aber darin nicht bei, daß bei ein und derselben Art nur ein Blastulatypus (offene oder geschlossene Blastula) vorhanden wäre. Zwar bin ich zu diesem Schlusse bei *Rhopalosiphum* (ähnliches lässt sich auch bei *Aphis rosae* feststellen) gekommen, dennoch könnte man dasselbe auch für andre Aphidenarten, denen allen ein Pseudovitellus zukommt, annehmen.

Der Fall, ob eine geschlossene oder offene Blastula zur Entwicklung gelangt, hängt, wie ich mich überzeugt habe, von Verhältnissen ab, die schon im ungefurchten Ei herrschen, worauf keinerseits aufmerksam gemacht wurde. Ich konnte nämlich sowohl bei *Rhopalosiphum* wie auch bei *Aphis rosae,* die Anwesenheit des Pseudovitellus schon im ungefurchten Sommerei feststellen, was bislang nur für das Winterei bekannt war. Sein Auftreten und seine Form ist hier ganz dieselbe wie bei den fertigen Blastulae, also pfropf- oder linsenähnlich, dasselbe bezieht sich auch auf seine Lage, indem er immer streng am hinteren Eipol zu liegen kommt. Nur ist seine Affinität zu den Farbstoffen verschieden, indem er sich in ungefurchten Eiern mit sauren Farbstoffen (Eosin, Thiacinrot) färbt und wie ein roter Fleck erscheint, später aber während der weiteren Entwicklung des Eies immer mehr basische Farbstoffe (Hämatoxylin) annimmt, was auf seine Entwicklungsvorgänge (Saccharomyceten) zurückzuführen ist. Bemerkt sei, daß HEYMONS bei andern Rhynchoten und namentlich bei *Cicada* ähnliches gesehen hat: ». . . sämtliche von mir untersuchten Eier (enthielten) . . . ein eigentümliches Gebilde . . . Dasselbe ist von eiförmiger Gestalt und bildet sich bei jungen Eiern . . . dicht unterhalb des hinteren Eipoles. Dasselbe Gebilde beobachtete er auch bei *Tibicina*: »Ich bemerke . . ., daß ich in Ovarialeiern von *Tibicina* die fraglichen Einschlußgebilde bereits konstatieren konnte, so daß wenigstens hinsichtlich des frühzeitigen Auftretens tatsächlich ähnliche Verhältnisse wie bei den Blattiden obzuwalten scheinen.« Wir hätten hier somit mit einer Erscheinung zu tun, die keineswegs auf die Aphiden beschränkt, sondern auch andern Rhynchoten und andern Insektengruppen (Orthoptera) gemein ist. Kehren wir nun zu den Aphiden zurück, so möchte ich die Form, in welcher der Pseudovitellus im ungefurchten Ei auftritt, für den Blastulatypus verantwortlich machen, welche Annahme sich aus der allmählichen Entwicklung des Blastoderms ergibt. Tritt nämlich der Pseudovitellus schon im Ei als ein pfropfartiges Gebilde am hinteren Pole auf, so wird an dieser Stelle überhaupt kein Blastoderm angelegt und es resultiert daraus eine offene Blastula, hat er dagegen im Ei die Form einer Platte oder Linse, so wird er durch die Blastodermzellen überwachsen und es entsteht daraus eine geschlossene Blastula. Zwischen beiden Typen herrschen alle möglichen Übergänge von solchen Blastulae angefangen, wo die Öffnung noch ziemlich groß, bis zu solchen, wo sie kaum angedeutet ist. Interessant erscheint mir nun auch hier die Tatsache, daß den viviparen Aphiden, deren Entwicklung durch so viele Bedingungen modifiziert wird, auch eine geschlossene Blastula zukommen kann, wie sie allen oviparen Insekten gemein ist.

---

[1] l. c.

Wie aus den früheren Angaben (WILL, WITLACZIL), denen ich hier vollkommen zustimmen kann, bekannt ist, findet am hinteren Eipole, auf dem Stadium der Blastula, die Proliferation der Dotterzellen, die Entwicklung der Genitalanlage und die Einwanderung des Pseudovittellus statt. An den Blastulae, die offen nach hinten stehen, spielt sich die Proliferation an den Rändern der Öffnung ab, an den geschlossenen kleinen Blastulae kommt es sekundär (bei *Rhopalosiphum*) zu einem Durchbruch des Blastoderms, durch welchen der Pseudovitellus einwuchert, wonach sich Zellenproliferation einstellt, bei den großen geschlossenen Blastulae geht die Dotterzelleneinwanderung der Einwucherung des Pseudovitellus voran, welcher hier erst an späteren Stadien, wenn bereits schon die hintere Amnionfalte und der Keimstreif angelegt ist, in den Embryo eindringt. Dieser Öffnung am hinteren Eipole hat WILL einen großen morphologischen Wert zugeschrieben: »Die untere weite Öffnung des Blastoderms stellt einen Blastoporus, ein echtes Prostoma dar, dessen Ränder, die verjüngten nicht in einzelne Zellen zerfallenen Blastodermteile, das Entoderm liefern«. Und weiter: ». . . (wir haben hier) eine echte Gastrula vor uns, ein Stadium, das man in so typischer Gestalt bisher vergeblich bei den Insekten gesucht hat.« Auch TANNREUTHER spricht diese Öffnung als Blastoporus an. Dem gegenüber ist zu erwähnen, daß ein typischer Blastoporus und eine typische Gastrulation eben bei den Aphiden, deren Entwicklung sich in besonderen, den meisten Insekten nicht zukommenden und sekundär modifizierten Bedingungen abspielt, nicht zu erwarten wäre. Wir würden wirklich fehl gehen, wollten wir die Gastrulation oviparer Insekten auf die nämlichen Vorgänge der Aphiden zurückführen. Nur der umgekehrte Weg ist gangbar. Betreten wir ihn, so müssen wir die Zellenwucherung am hinteren Eipole der perivitellinen Sonderung oviparer Insekten gleichsetzen. Die Lokalisierung dieses Vorganges auf eine ziemlich kleine Stelle des Blastoderms, ist als ein sekundäres Merkmal zu betrachten, und es wäre eher daran zu denken, daß der am hinteren Eipole gelegene Pseudovitellus auf die anliegenden Blastodermzellen einen gewissen Reiz ausübt, der sie zu wiederholten Teilungen antreibt. Die ganze Öffnung ist einfach durch den Eintritt des Pseudovittellus bewirkt. Übrigens ist auch die Zellenproliferation nicht ausschließlich auf den hinteren Pol beschränkt, denn bei *Rhopalosiphum*-Embryonen konnte ich eine Einwanderung von Dotterzellen auch an anderen Stellen des Blastoderms beobachten. Wir müssen somit alle diese Vorgänge als die perivitelline Sonderung der Aphiden auffassen, während der Blastoporus wo anders zu suchen ist.

Die Entwicklung des unteren Blattes wurde seitens WILL ziemlich eingehend behandelt, dennoch scheinen ihm manche Vorgänge entgangen zu sein, welche hier eine Berücksichtigung finden werden. So entwickelt sich, nach ihm, das untere Blatt (seiner Ansicht das Mesoderm) auf eine Art, die zwischen Wucherung und Einstülpung die Mitte hält, wobei sich aber der ganze Vorgang nur längs der Medianebene des Keimstreifs abspielt, so daß die seitlichen Partien desselben keinen Anteil daran haben. »Das Studium von Querschnitten (Fig. 37*a*, *b*, *c*, 38) — sagt WILL — (ergibt), daß sich . . . eine, wenn auch äußerlich wenig ausgeprägte Mesodermfurche längs der Medianlinie der Bauchplatte hinzieht, innerhalb welcher das Mesoderm durch Einstülpung entsteht.« Besichtigen wir aber genau seine Figuren, so ist an ihnen keine Spur von einer Furche, respektive Rinne, zu sehen, wir finden hier nur überall das untere Blatt in das Ectoderm längs der Medianlinie eingekeilt. Ich konnte nun tatsächlich bei *Rhopalosiphum* die Anwesenheit einer seichten Rinne feststellen, worüber uns Fig. 1 einen näheren Aufschluß gibt. Sie stellt einen Querschnitt dar, welcher das Ei mehrweniger in seiner Mitte getroffen hat. Auf diesem Stadium ist schon, wie bekannt, die hintere Amnionfalte deutlich angelegt und das Hinterende des Keimstreifs ziemlich tief in den Dotter eingekeilt. Von außen finden wir auf dieser Figur eine Zellenschicht, die zu beiden Seiten aus cylindrischen, nach unten aus kubischen, nach oben aus abgeplatteten Zellen aufgebaut ist. Die seitlichen verdickten Partien zeigen uns die Kopflappen im Querschnitte getroffen, die nach unten durch eine etwas dünnere Platte miteinander verbunden sind, während sie nach oben in die abgeplattete Serosa übergehen. Letztere entspricht der Dorsalseite des Eies, während die die Kopflappen verbindende Platte an der Ventralseite desselben zu liegen kommt. Im Bereiche dieser ringförmigen Zellenschicht finden wir den Keimstreif unweit von seinem Hinterende das zweite Mal getroffen. Hier haben wir die Gastrulation im Gange. Wir sehen, wie das Ectoderm (*a*) längs der Medianlinie durchbrochen ist und eine deutliche, obwohl seichte Rinne(*f*) aufweist, an derem Boden ein Zellhaufen, der uns das untere Blatt in statu nascendi darstellt, gelegen ist. Diese Rinne, die eben als Blastoporus zu deuten ist, läßt sich nur an ziemlich jungen Stadien und zwar nur in der hinteren Region des Keimstreifs wahrnehmen, während wir sonst an älteren Stadien, in allen Regionen des Keimstreifs, die Kopflappen ausgenommen, immer bloß eine Einkeilung des Entoderms in das Ectoderm beobachtet haben. Schritt für Schritt verwächst das Ectoderm über dem Entoderm, wodurch auch die Einkeilung des letzteren immer geringer wird. An älteren Stadien finden wir in den mittleren Regionen des Keimstreifs nun das Entoderm als eine Zellenschicht, die deutlich gegen das Ectoderm abgegrenzt ist und ihm ziemlich glatt anliegt, wie dies aus der Fig. 2 zu ersehen ist, die einen Querschnitt durch die vordere Abdominalregion darstellt. Nur am Hinterende behält das Entoderm an Querschnitten noch längere Zeit die Form eines Zellenhaufens, der sich auch schon vollkommen vom Ectoderm losgelöst hat und von demselben ventral und seitlich umgriffen wird. Inwieweit meine Erfahrung reicht, grenzen sich beide Keimblätter gegeneinander zuerst in der mittleren Region des Keimstreifens ab, wonach erst derselbe Vorgang auch am Vorderende und am Hinterende stattfindet. Am längsten bleibt das untere Blatt mit dem Ectoderm knapp hinter den Kopflappen in Verbindung, löst sich aber auch hier vom letzteren ab, bevor noch die Stomodäaleinstülpung erschienen ist. Der ganze Gastrulationsvorgang ist in den meisten Fällen erst dann vollkommen beendet, wenn die Dorsalkrümmung des Embryos ihr Maximum erreicht hat. Er umfasst, wie aus dem gesagten hervorgeht, den ganzen Keimstreif mit Ausnahme der Kopflappen, die erst nachträglich das untere Blatt unterwächst, worin ich mit den Angaben Wills übereinstimme und was auch von meiner Seite an andern Insektenembryonen (Gastroidea) festgestellt wurde. Das frisch angelegte, untere Blatt, welches uns das Keimentoderm darstellt, zeigt zuerst gar keine histologische Differenzierung, auch lassen sich bei den Aphiden keine merklicheren Zellenanhäufungen am Hinterende und hinter den Kopflappen beobachten, die aus der Entwicklung andrer Insektengruppen (hauptsächlich der Lepidopteren) bekannt sind.

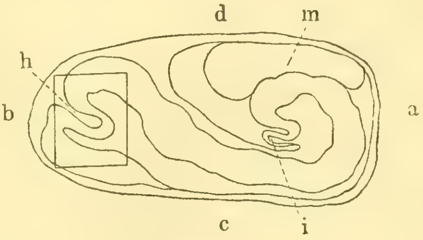
Erst an älteren Stadien tritt im Bereiche des Keimentoderms eine Differenzierung ein. In der mittleren Region des Keimstreifens teilt sich das zuerst seine ganze Breite einnehmende Entoderm in zwei Bänder, die sich allmählich voneinander trennen und auf die Seiten des Keimstreifens weichen, so daß median ein entodermfreier Streifen zurückbleibt. Diese Trennung vollzieht sich, was ich beobachten konnte, zuerst in der Mitte der Segmente und zuletzt erst an ihren Grenzen. Fast gleichzeitig tritt an einem jeden der Bänder eine zuerst leicht angedeutete Metamerie auf, die mit dem Alter des Embryos immer deutlicher wird und zuletzt zur Entwicklung der Cölomsäckchen führt. In der mittleren Keimstreifregion wird also das sämtliche Keimentoderm zum Aufbau des Mesoderms aufgebraucht. Ein medianer Zellenstrang, welcher andern Insektenembryonen (Lepidopteren, Coleopteren, Orthopteren) zukommt, ist in der mittleren Keimstreifregion bei den Aphiden nicht vorhanden.

Erheblich anders gestalten sich die Verhältnisse am Hinterende des Keimstreifens, wie auch auf einer gewissen Strecke hinter den Kopflappen. Hier kommt es auch zur Entwicklung der seitlich gelegenen Mesodermbänder, außerdem finden wir aber median, zwischen ihnen, Zellen, die vereinzelt oder zu einigen aneinander angeschmiegt, angetroffen werden. Fig. 3 stellt uns einen Querschnitt durch das zweite Maxillarsegment dar, auf einem Stadium, wo das Stomodäum eben angelegt ist. Wir sehen hier die seitlich gelegenen Mesodermanhäufungen (*c*) und zwischen ihnen zwei Zellen (*g*), die mit den ersteren in einem ganz losen Zusammenhange stehen. Ihrer Genese und Lage nach entsprechen sie dem medianen entodermalen Zellenstrange andrer Insekten und deswegen müssen wir sie als das sekundäre Entoderm der Aphiden deuten. Ähnliche Bilder geben uns Querschnitte durch die hintere Region des Keimstreifens, so daß näher darauf einzugehen, mir überflüssig erscheint. Bezüglich der maximalen Strecke, die durch die Zellen des sekundären Entoderms eingenommen werden, sei bemerkt, daß ich sie vorn nur von der stomodälen Einstülpung angefangen bis in das erste Thoracalsegment angetroffen habe und dasselbe kann auch von den drei letzteren Abdominalsegmenten gesagt werden. Immerhin existieren auch hier gewisse individuelle Schwankungen sowohl hinsichtlich der Strecke, auf welcher die Entodermzellen angetroffen werden, wie auch hinsichtlich ihrer Zahl. Hervorgehoben sei aber dies, daß sie an jüngeren Stadien, dem letzten Thoracalsegment und den sechs ersten Abdominalsegmenten immer fehlen und daß sie in den vorher genannten Regionen bei allen Embryonen vorhanden sind.

Vergleichen wir nun unsere Befunde mit den Angaben Wills, der, soweit ich weiß, bis jetzt einzig diese Vorgänge an Schnitten untersucht hat, so ergibt sich folgendes: Die Veränderungen denen das Keimentoderm in der mittleren Keimstreifregion unterliegt, hat er in Übereinstimmung mit mir beschrieben, entgangen ist ihm dafür die Differenzierung des sekundären Entoderms, welche am Hinterende und eine Strecke hinter den Kopflappen stattfindet. Die Übersehung dieses Vorganges war in diesem Falle vielleicht deswegen leichter, weil das sekundäre Entoderm der Aphiden (in den Sommereiern) im Vergleich mit diesem Gebilde anderer oviparen Insekten äußerst schwach entwickelt ist und sich nur auf die zwei genannten Regionen beschränkt, wobei ein entodermaler Zellenstrang, der sich bei vielen Insekten, längs des ganzen Keimstreifens davonzieht, hier fehlt.

4. Entwicklung des Darmes.

Bevor noch die Entwicklung des Mesoderms und sekundären Entoderms beendet ist, erscheinen am Keimstreifen fast gleichzeitig zwei seichte Einstülpungen, von denen eine knapp hinter den Kopflappen, die andre am äußersten Ende des Keimes gelegen ist und von denen die erste die Anlage des Stomodäums, die zweite die des Proctodaeums darstellt. Da die Topographie dieser Einstülpungen, angesichts dessen, daß der Keimstreif auf diesen Stadien S-förmig gebogen ist, ziemlich kompliziert erscheint, hielt ich es, der besseren Orientierung wegen, für angezeigt, eine Reihe von Entwicklungsstadien bei schwächeren Vergrößerungen (Mikroskop, Zeiss: Oc. 3, Obj. DD, Camera lucida) abzubilden und Fragmente von ihnen, die für die Entwicklung des Darmes ausschlaggebend sind, bei stärkeren Vergrößerungen darzustellen. Erstere zeigen uns die Textfiguren, letztere die Abbildungen auf den Tafeln.



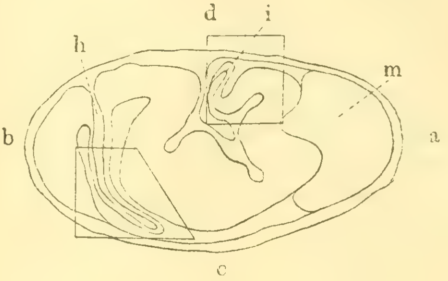
Textfig. I.

a, vorderer Eipol *b*, hinterer Eipol; *c*, Ventralseite; *d*, Dorsalseite des Eies; *h*, Stomodäum; *i*, Proctodäum; *m*, Pseudovitellus; Näheres über die Textfiguren ist im Text zu finden.

Die Anlage des Stomodäums, dem wir uns zuerst zuwenden, findet auf einem Stadium statt, welches seiner Topographie nach fast vollkommen dem auf Textfig. I abgebildeten (etwas älteren Stadiums), entspricht. Die genannte Figur (wie auch alle andern Textfiguren) stellt uns einen Sagittalschnitt, der aus einigen Schnitten kombiniert wurde, dar. Nach oben haben wir die Dorsalseite, nach unten die Ventralseite, nach links den hinteren und nach rechts den vorderen Pol des Eies. Wir finden hier die Kopflappen auf der Ventralseite und am hinteren Eipol, dorsalwärts gehen sie in die Stomodäaleinstülpung über, danach biegt sich der Keimstreif ventralwärts und verläuft gegen den vorderen Eipol, um sich zuletzt wiederum dorsalwärts einzukrümmen. Ganz dieselbe Topographie hat auch die junge Stomodäalanlage, die uns Fig. 4 darstellt, wobei auch dieselbe Orientierung beibehalten ist. Sie entspricht mehrweniger dem Fragment auf der Textfigur, das in dem Quadrate eingeschlossen ist. Wir finden nun hier (Fig. 4) hinter den Kopflappen eine ziemlich seichte Einstülpung, deren Boden aus hohen, fast einschichtig liegenden Zellen aufgebaut ist. Dorsalwärts sehen wir einen aus drei Zellen bestehenden Komplex, der unter dem Ectoderm liegt und sich an das Stomodäum anschmiegt, weiter (nach rechts) finden wir unter dem Ectoderm vereinzelt gelagerte Zellen. Der kleine Zellenkomplex, welcher gewissermaßen mit dem Mesoderm, worüber uns Querschnitte unterrichten, verwachsen und median gelegen ist, könnte uns vielleicht ein stark rudimentäres Subösophagalorgan darstellen, welches an älteren Stadien sehr oft zu fehlen scheint und wahrscheinlich in Auflösung gerät, wobei seine Elemente lose im Raume zwischen den Kopflappen und den dorsal gekrümmten Keimstreifpartien zu liegen kommen. Die vereinzelt liegenden, vorher erwähnten Zellen (*g*), stellen uns das sekundäre Entoderm und wie wir weiter sehen werden, die vordere Mitteldarmanlage vor. Wie aus der Figur zu ersehen ist und was ich an zahlreichen Präparaten feststellen konnte, stehen sie nie in einer genetischen Beziehung zum Stomodäum und befinden sich in jungen Stadien in einer ziemlich bedeutenden Entfernung von ihm. Die vereinzelten Zellen, welche den Kopflappen (Fig. 4*c*) von unten anliegen, sind dem Entoderm nicht zuzurechnen — sie stellen uns das Mesoderm dieser Keimstreifregion dar.

Ein etwas älteres Stadium haben wir auf Fig. 5 abgebildet. Die Stomodäaleinstülpung liegt hier von der rechten Seite, die Ventral- und Dorsalseite ist ähnlich wie auf der Textfigur I orientiert, die Lage des Keimstreifens entspricht fast vollkommen dieser auf dem vorherigen Stadiums. Das Stomodäum erscheint hier als eine tiefere Einstülpung, die ebenfalls aus cylindrischen Zellen aufgebaut ist. Von der Ventralseite wird es vom Mesoderm umwachsen, wobei letzteres das blindgeschlossene Stomodäalende vollkommen frei läßt. Dorsal und links liegen unter dem Ectoderm einige Zellen, die uns das sekundäre Entoderm darstellen und die auch hier in keiner genetischen Beziehung zum Stomodäum stehen. Ventral und links finden wir unter dem Ectoderm das Mesoderm der Kopflappenregion. Ähnlich liegen die Verhältnisse auf der Fig. 6, die einem noch älteren Stadium entspricht und die genau so wie Fig. 4 orientiert ist. Das schon ziemlich lange, röhrenförmige Stomodäum ist hier etwas gegen die Dorsalseite eingekrümmt und nähert sich mit seinem Ende einer unter dem Ectoderm liegenden Entodermzelle; weiter nach rechts sehen wir eine zweite. Zwischen der dorsalen Partie des Keimstreifens und dem Stomodäum sehen wir einen Raum, in welchem das, dem Ectoderm angeschmiegte, Mesoderm und einige lose Zellen gelagert sind, die höchst wahrscheinlich vom aufgelösten Subösophagalkörper herstammen. Von der Ventralseite geht das Mesoderm der Kopflappenregion auf das Stomodäum über, dessen Ende es frei läßt.

Fassen wir ein älteres Stadium, welchem Textfig. II und Fig. 7 entspricht, ins Auge. Die Stomodäalöffnung liegt hier (Textfig. II) nicht, wie an jüngeren Stadien, dem hinteren Eipole zugewendet, sondern dorsal. Sonst hat sich in der nächsten Umgebung des Stomodäums wenig geändert, nur die Kopflappen sind ganz an den hinteren Eipol gerückt, auch wurde das dorsal eingekrümmte Hinterende des Keimstreifens vom vorderen Eipol abgehoben, indem sich dazwischen der Pseudovitellus einzwängte. Das Stomodäum erscheint uns als ein langer blind geschlossener Schlauch, welcher bis in die Thoracalgegend reicht. Fig. 17 zeigt es uns bei einer stärkeren Vergrößerung: Seine Wände sind im allgemeinen dünner, wie in den jüngeren Stadien, es scheint zwei gesonderte Lumina zu besitzen, was natürlich durch seinen etwas gewundenen Verlauf, der das Erhalten des Lumens auf seiner ganzen Länge (in einem Schnitte) unmöglich macht, vorgetäuscht wird. Seinem blind geschlossenen Ende liegen zwei Entodermzellen an; aus den Nachbarschnitten ergiebt es sich, daß ihrer an dieser Stelle noch einige vorhanden sind. Außerdem findet man oft in dem Raume zwischen dem jetzt schon deutlich angelegten Nervensystem und dem Stomodäum, welcher als Epineuralsinus aufzufassen ist, lose Zellen, die meiner Ansicht nach, teils auf den Subösophagealkörper, teils auf Entodermzellen, die sich hier aufgehalten haben, zurückzuführen und als Blutzellen zu deuten sind. Auch auf diesem Stadium, ähnlich wie bei jüngeren Embryonen, konnte ich nie etwas wahrnehmen, was auf ein Hervorsprossen von Zellen aus dem Stomodäalende hindeuten könnte.

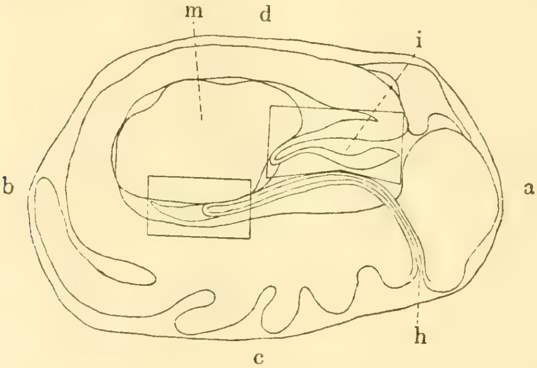


Textfig. II.

a vorderer Eipol; *b*, hinterer Eipol; *c*, Ventralseite; *d*, Dorsalseite des Eies; *h*, Stomodäum; *i*, Proctodäum; *m*, Pseudovitellus. Näheres über die Textfiguren ist im Text zu finden.

Das ältere Stadium, welches hier zu besprechen ist (Textfig. III), zeigt uns den Embryo nach vollendeter Umrollung. Die Kopflappen, aus denen sich derweilen schon das Gehirn entwickelt hat, liegen am vorderen Eipole, den übrigen Teil des Keimstreifens finden wir teils an der Ventralseite des Eies, teils ist er dorsalwärts eingekrümmt, wobei sein Hinterende dem vorderen Eipol zugewendet ist. Das Stomodäum reicht fast bis zum Abdomen, immerhin ist es aber, worüber uns Fig. 11 Aufschluß gibt, blind geschlossen (*h*). Seinem Ende liegt ein ziemlich kurzer Zellenstrang an, der auf dem abgebildeten Schnitte aus fünf Zellen besteht. Wir erkennen in ihm die vordere, entodermale Mitteldarmanlage, welche, worüber uns Querschnitte genau unterrichten, solid ist und eines Lumens vollkommen entbehrt. Dorsalwärts vom Stomodäum sehen wir den Pseudovitellus, ventralwärts im Epineuralsinus eine große Blutzelle. Das Mesoderm folgt dem Stomodäum an seiner Ventralseite und übergeht teilweise auf die Mitteldarmanlage.

Sobald wir nun die Entwicklung des Stomodäums bis zu diesem Stadium verfolgt haben, wenden wir uns jetzt dem Proctodäum zu.

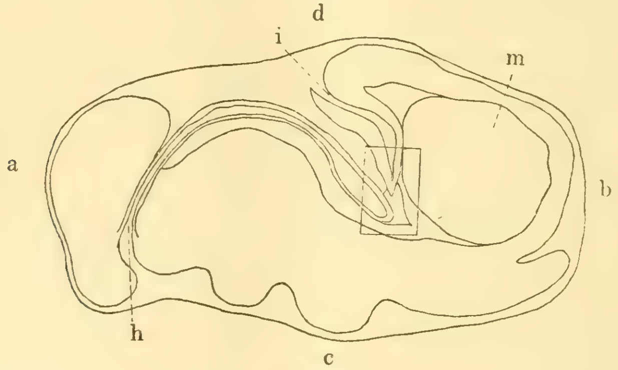


Textfig. III.

a, vorderer Eipol; *b*, hinterer Eipol; *c*, Ventralseite; *d*, Dorsalseite des Eies; *h*, Stomodäum; *i*, Proctodäum; *m*, Pseudovitellus. Näheres über die Textfiguren ist im Text zu finden.

Da die Verhältnisse hier, denjenigen die für das Stomodäum beschrieben wurden, sehr ähnlich sind, können wir seine Entwicklung etwas kürzer fassen. Es wird am äußersten Ende des Keimstreifens als ein seichtes Grübchen angelegt, welches sich von den vor ihm liegenden Entodermzellen zuerst in einer gewissen Entfernung befindet; erst später, nachdem es allmählich an Tiefe gewonnen hat, legt es sich mit seinem blind geschlossenen Ende den Entodermzellen an. Solche Verhältnisse finden wir auf Fig. 10, die ein Fragment der Textfig. II ist: Wir sehen hier das Proctodäum gegen die Dorsalseite des Eies gerichtet, seinem Ende liegen der Reihe nach drei Entodermzellen an, die uns die hintere Mitteldarmanlage darstellen. Aus dem Vergleiche dieses Schnittes mit den benachbarten, ergibt es sich, daß hier noch einige Entodermzellen vorhanden sind, die mehr nach vorn zu liegen kommen. Ältere Embryonen, die die Umrollung schon durchgemacht haben, zeigen uns die hintere Mitteldarmanlage auch nur aus wenigen Zellen aufgebaut. Fig. 7, die einem solchen Stadium entspricht, zeigt uns das Proctodäum ziemlich bedeutend in die Länge ausgewachsen. Sein blind geschlossenes Ende hat sich an den Pseudovitellus angelegt und erscheint etwas abgeflacht, von der Ventralseite schmiegt sich ihm die aus drei Zellen bestehende Mitteldarmanlage an, die sich nach hinten unter dem Pseudovitellus davonzieht. Das Proctodäum ist hier allseitig, sein Ende ausgenommen, vom Mesoderm umgeben, welches von seiner Dorsalseite auf den Pseudovitellus übergreift, von der Ventralseite teilweise die Mitteldarmanlage bedeckt. Eine etwas andre Form besitzt das Proctodäum an etwas älteren Stadien, worüber uns Fig. 8, die ein Fragment der Textfig. III ist, Aufschluß gibt: Wir sehen hier, daß es am Ende eine dünnere Wand und ein verjüngtes Lumen aufweist, welches sich gegen den vorderen Eipol erweitert, wobei auch die Wände an Dicke zunehmen. Dem Proctodäalende liegt hier auch die Mitteldarmanlage an, die aus vier Zellen zusammengesetzt ist. Im Vergleiche mit der Fig. 7 erscheint sie wie in den Pseudovitellus eingekeilt, wobei letzterer von dem Proctodäalende weiter nach hinten zu liegen kommt. Sowohl ersteres, wie auch letzteres wird aber nur an Längsschnitten, worüber uns Querschnitte unterrichten, vorgetäuscht, während sich in der Wirklichkeit das in die Länge wachsende Proctodäum samt der Mitteldarmanlage unter dem Pseudovitellus gegen den hinteren Eipol voranschiebt, wobei ihm letzterer etwas zu beiden Seiten ausweicht. Dasselbe was hinsichtlich der Stomodäumentwicklung gesagt wurde, bezieht sich in vollem Maße auch auf das Proctodäum, ähnlich wie dort, konnte auch hier nie ein Hervorsprossen von Zellen am blind geschlossenen Ende beobachtet werden und es findet, meiner Ansicht nach, sicher nicht statt.

Fassen wir nun jetzt die Textfig. III ins Gesicht, so finden wir hier das Ende des Stomo- und Proctodäums samt den Mitteldarm anlagen ziemlich bedeutend aneinandergenähert. Diese Topographie ergibt sich aus dem Umrollungsvorgange. Denken wir uns das Hinterende des Keimstreifens auf Textfig. II zuerst nach den vorderen und danach ventralwärts und gegen den hinteren Eipol sich krümmen, wobei der Pseudovitellus in das Innere des Embryos aufgenommen wird und gleichzeitig damit das Vorderende des Keimstreifens an den vorderen Eipol wandert, so ergibt sich daraus eine Topographie des Stomo- und Proctodäums samt den Mitteldarmanlagen, wie sie eben auf der Textfig. III zum Vorschein tritt. Das Stomodäum besitzt hier eine sehr beträchtliche Länge und ist mit seinem blinden Ende, welchem die vordere Mitteldarmanlage anliegt, gegen den hinteren Eipol gerichtet. Eine ähnliche Orientierung zeigt auch das kürzere Proctodäum. Hernach beginnt sich der ganze Keimstreifen auf älteren Stadien zu verkürzen, indem sein Hinterende allmählich die Dorsalseite des Eies verläßt und sich gegen den hinteren Eipol begibt. Auf der Textfig. IV sehen wir das Hinterende auf seiner Wanderung gegen den hinteren Eipol. Es liegt hier nicht mehr in der Nähe des Kopfes (wie auf Textfig. III) und ist von den beiden Eipolen mehr oder weniger gleich entfernt. Mit ihm zusammen wird auch das Proctodäum samt der hinteren Mitteldarmanlage, welchen derweilen der Pseudovitellus noch mehr nach den beiden Seiten gewichen ist, gegen den hinteren Eipol verschoben, wodurch beide Mitteldarmanlagen (die vordere und die hintere) aneinander zu liegen kommen. Dies ist auf Textfig. IV zu sehen. Das in dem Rechtecke eingeschlossene Fragment, in welchem eben die Vereinigung beider Mitteldarmanlagen zu finden ist, wurde auf Fig. 9 in derselben Orientierung bei stärkerer Vergrößerung abgebildet. Wir sehen hier, wie das Stomodäum und Proctodäum seitlich mit ihren noch blind geschlossenen Enden aneinander anliegen und zwischen den Pseudovitellus und die Bauchganglienkette eingezwängt sind. Ihren Enden sitzt von der rechten Seite (d. i. gegen den hinteren Eipol) eine kleine Zellenanhäufung an, die auf diesem Schnitte aus fünf Zellen besteht, in der Wirklichkeit aber, worüber uns benachbarte Schnitte belehren, noch aus mehreren Zellen aufgebaut ist. Sie entstand durch die Verschmelzung der vorderen Mitteldarmanlage mit der hinteren

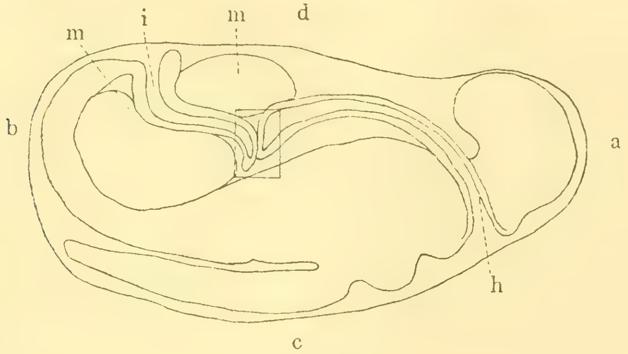


Textfig. IV.

a, vorderer Eipol, *b*, hinterer Eipol, *c*, Ventralseite; *d*, Dorsalseite des Eies; *h*, Stomodäum; *i*, Proctodäum; *m*, Pseudovitellus. Näheres über die Textfig. ist im Text zu finden.

und stellt uns somit den jugendlichen Mitteldarm vor, der solid ist und vollkommen eines Lumens entbehrt. Das Mesoderm, welches das Stomodäum und Proctodäum umgibt, geht auch auf ihn teilweise von der Ventralseite über, was auf der Figur zu sehen ist.

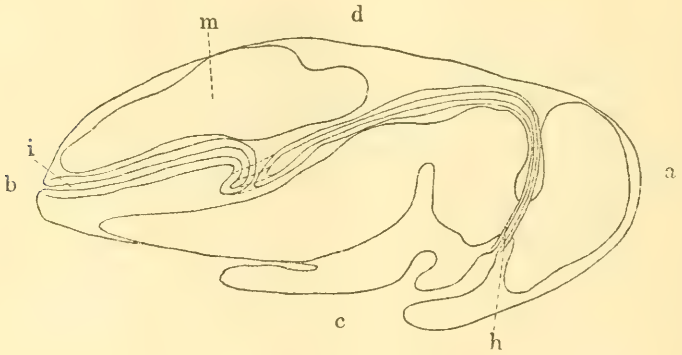
Auf älteren Stadien, die Textfig. V illustrieren mag, ist das Hinterende des Embryos samt dem Proctodäum schon weit gegen den hinteren Eipol verschoben. Das Stomodäum hat seine frühere Orientierung beibehalten, das Proctodäum ist dagegen nach vorn und am Ende ventral gekrümmt. Sein blindes Ende liegt dem des Stomodäums an, welche Stelle in dem Rechtecke eingeschlossen ist. Auf Fig. 14 habe ich sie bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Was hier vor allem ins Auge fällt, das ist die Abwesenheit der Mitteldarmanlage. Ich deute mir nun diese Verhältnisse folgendermaßen: Angesichts dessen, daß beide Mitteldarmanlagen an jüngeren Stadien immer vorhanden sind und daß man sie nach ihrer Vereinigung wahrnimmt, weiter angesichts dessen, daß man an ihnen nie Degenerationsmerkmale beobachtet, scheint es mir berechtigt, eine Einverleibung derselben seitens des Stomodäums und Proctodäums anzunehmen. Dafür sprechen auch diese Umstände, daß bei Embryonen von allmählich steigendem Alter (über welchen die Lage des Hinterendes einen genauen Aufschluß gibt), sich die Grenze zwischen den vereinigten Mitteldarmanlagen einerseits und den Enden des Stomo- und Proctodäums anderseits allmählich verwischt, wobei gleichzeitig eine Reduzierung der Mitteldarmanlagen, die auf ein Einwandern der sie zusammensetzenden Zellen in das Epithel des Stomodäal- und Proctodäalendes



Textfig. V.

a, vorderer Eipol; *b*, hinterer Eipol; *c*, Ventralseite; *d*, Dorsalseite des Eies; *h*, Stomodäum; *i*, Proctodäum; *m*, Pseudovitellus. Näheres über die Textfiguren ist im Text zu finden.

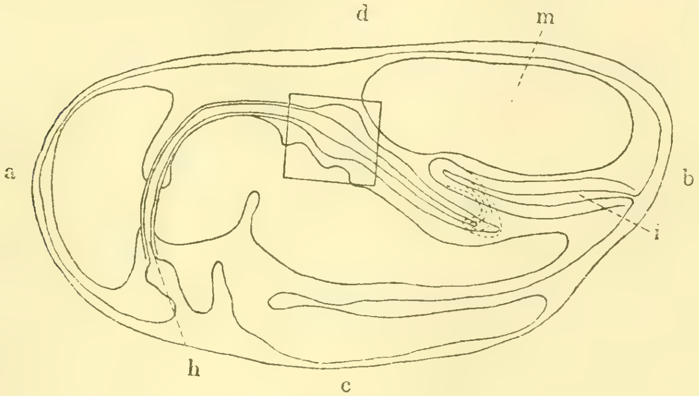
zurückzuführen ist, stattfindet. Nach erfolgter Einverleibung legen sich das Stomo- und Proctodäalende an einander an, eine Grenze zwischen ihnen ist entweder deutlich (Fig. 14) oder auch weniger deutlich zu sehen, zu einer Vereinigung aber der angrenzenden Lumina kommt es auf diesem Stadium noch nicht. Die Stelle ausgenommen, wo sie aneinander anliegen, ist Stomo- und Proctodäum sonst allseitig vom Mesoderm umgeben, welches ventralwärts in einen kurzen Zapfen ausläuft, der sich an die Ganglienkette anheftet. Wir haben darin eine Einrichtung gegeben, die für die weitere Entwicklung des Darmes nämlich für die Ausbildung der Darmschlinge, welche an der Vereinigungsstelle des Stomo- mit dem Proctodäum angelegt wird, wichtig ist. Durch diesen Zapfen wird nämlich die genannte Stelle fixiert, während beide Darmabschnitte auf älteren Stadien in die Länge wachsen, woraus sich eine Darmschlinge ergibt. Da dieselbe aus den Enden des Stomo und Proctodäums entsteht, letztere aber in sich die entodermalen Mitteldarmanlagen aufgenommen haben, müssen wir die Darmschlinge, wenn nicht ausschließlich, so doch größtenteils als aus Endodermzellen aufgebaut ansehen und somit dem Mitteldarme andrer Insekten (an dessen Entwicklung auch das Ectoderm obwohl in ganz geringem Maße beteiligt sein kann — *Catocala*) gleich setzen.



Textfig. VI.

a, vorderer Eipol; *b*, hinterer Eipol; *c*, Ventralseite; *d*, Dorsalseite des Eies; *h*, Stomodäum; *i*, Proctodäum; *m*, Pseudovitellus. Näheres über die Textfiguren ist im Text zu finden.

Auf Textfig. VI haben wir einen älteren Embryo vor uns, an welchem die Darmschlinge eben angelegt ist. Inzwischen, worüber uns Schnitte unterrichten, ist es auch zur Vereinigung des Stomodäal- mit dem Proctodäallumen gekommen, so daß der ganze Darmtractus jetzt ein gemeinsames Lumen besitzt. Es mündet jetzt nach hinten am Hinterende (hinterer Eipol) des Embryos aus, was durch die weitere Verschiebung der Proctodäalöffnung an den hinteren Eipol bewirkt wurde. Gleichzeitig erblicken wir an der Stelle, wo das Subösophagalganglion in die übrige nach hinten gelegene Ganglienmasse übergeht, eine leichte Verdickung am Darme, die allmählich zur Herausdifferenzierung eines speziellen Darmabschnittes führt. Auf einem älteren Stadium — Textfig. VII — ist er schon angelegt (im Rechtecke eingeschlossen). Er entsteht dadurch, daß auf einer kurzen Strecke das Darmepithel höher wird und sich in ein cylindrisches verwandelt, welches nach vorn und nach hinten in das kubische bzw. in das Plattenepithel übergeht, was auf Fig. 16 zu sehen ist. Während der weiteren Entwicklung entsteht an seinem Vorderende eine Ringfalte, die derjenigen, wie wir sie an der Grenze des Stomodäums und des Mitteldarms an älteren Embryonen andrer Insekten finden, vollkommen ähnlich ist. Auf Fig. 15 ist sie abgebildet. Wir sehen hier auch, daß das Darmepithel noch einer weiteren Veränderung unterlag. Die Ringfalte und der vor ihr liegende Teil des Darmes ist aus einem ziemlich stark abgeplatteten Epithel aufgebaut, während nach hinten der ganze Darmtractus aus großen, saftigen, kubischen Zellen besteht. Im Bereiche des Darmabschnittes, welcher an jüngeren Stadien ein Cylinderepithel aufwies, hat sich das Darmlumen mächtig erweitert, was die Ähnlichkeit zum Mitteldarme andrer Insekten noch zu steigern vermag. Angesichts dessen aber, daß sich der erweiterte Darmabschnitt ausschließlich aus den mittleren, rein ectodermalen Partien des Stomodäums entwickelt, können wir



Textfig. VII.

a, vorderer Eipol, *b*, hinterer Eipol; *c*, Ventralseite; *d*, Dorsalseite des Eies; *h*, Stomodäum; *i*, Proctodäum; *m*, Pseudovitellus. Näheres über die Textfiguren ist im Text zu finden.

ihn nur für ein physiologisches Analogon des Mitteldarms andrer Insekten ansehen, während das Homologon in der Darmschlinge gegeben ist.

Vergleichen wir nun unsre Angaben bezüglich der Darmentwicklung mit denjenigen Wills, der bis jetzt einzig diesen Vorgang an Schnitten untersucht hat: Will äußert sich folgendermaßen: Bei den Aphiden . . . »liefern die aus der Gastrula I hervorgegangenen Entodermzellen das gesamte Bindegewebe (Fettkörper), das Blut sowie vor allen Dingen das Epithel des Mitteldarms. Die Invagination der Gastrula II dagegen liefert bei den Insekten nur das . . . Mesoderm«. An einer andern Stelle lesen wir: »Mit dem Beginn der Extremitätenbildung . . . verläßt es (das ist das Mesoderm) seine ursprüngliche Lage und teilt sich in zwei Mesodermstreifen, welche sich über den . . . seitlichen Teilen des Keimstreifens anordnen. Durch diese Lageveränderung des Mesoderms wird zwischen dem medianen Teil des Keimstreifens und der Serosa ein Raum . . . frei, in den . . . vom Dotter her große Mengen von Entodermzellen einwandern . . . Diese . . . bilden . . . ein lockeres Maschengewebe, welches besonders an . . . Querschnitten leicht erkennbar ist; nur in der Medianebene, an der Stelle also, an der später der Mitteldarm entsteht, drängen sie sich kurz vor dem Auftreten desselben näher aneinander.« Und einige Zeilen weiter: »Der Mitteldarm entsteht dadurch, daß sich zunächst im Kopfteil des Embryos einige Entodermzellen (d. i. nach Will Dotterzellen) zu einem soliden Strange aneinander reihen und sich dem blindgeschlossenen Ende der Mundeinstülpung anlegen. Sehr bald aber tritt im vorderen Teil des Stranges ein deutliches Lumen auf und . . . gleichzeitig bricht auch an der Spitze der Mundeinstülpung eine Öffnung durch, so daß die Lumina von Vorder- und Mitteldarm . . . in Verbindung treten.« Diesen Angaben kann ich größtenteils nicht beipflichten und ich gehe daher auf sie eingehender ein um zu zeigen, wo die Fehler zu suchen sind. Bezüglich der Dotterzellen, denen Will bei den Aphiden eine so große prospektive Bedeutung zuschreibt, kann ich folgendes angeben: Sie sind in den Aphideneiern überhaupt nur in geringer Zahl vorhanden und lagern an jungen Stadien entweder im Pseudovitellus oder im Raume, der während der Dorsalkrümmung des Keimstreifsen durch den mittleren Keimstreifenabschnitt, die Kopflappen samt Serosa und den Pseudovitellus begrenzt wird (siehe zur Orientierung Textfig. I). Sie büßen in älteren Stadien, ähnlich wie bei den anderen Insekten, ihr Teilungsvermögen ein und zeigen Degenerationsmerkmale, die ihre totale

Degeneration einleiten. Die Zellen, die an älteren Stadien im Pseudovitellus zu finden sind, haben mit den Dotterzellen nichts gemeinsames, sie entstammen sämtlich (ähnlich äußert sich Šulc) dem Mesoderm. Von einer Einwanderung von Dotterzellen zwischen die Mesodermstreifen, sowie von einem Aufliegen derselben in großer Menge dem Mesoderm von oben auf, könnte ich nichts sehen. Diese Angabe beruht auf einer Verwechslung der Dotterzellen mit den Mesodermderivaten. Näher möge dies Fig. 13 erläutern (die der Willschen Fig. 46 vollkommen entspricht): Wir sehen hier zu beiden Seiten des Keimstreifens Zellenkomplexe, die aus vacuolisierten Elementen aufgebaut sind: diese rechnet Will den Dotterzellen zu, während wir hier die Anlagen des Fettkörpers vor uns haben, welche auch bei den Aphiden sicher dem Mesoderm entstammen. Median finden wir zwei etwas größere Zellen, dieselben sind auch auf der Willschen Figur zu sehen und werden dort ebenfalls als Dotterzellen angesprochen, während sie in der Tat dem sekundären Entoderm, welches vom unteren Blatte entwickelt wird, zugehören. Außerhalb des Pseudovitellus erscheinen die Dotterzellen überhaupt in Form von sternartigen, viele Plasmaausläufer tragenden Elementen (Fig. 1), mit äußerst blassen, chromatinarmen Kernen, wodurch sie leicht von allen andern Bestandteilen des Keimstreifens unterschieden werden können. Angesichts dessen, daß die genannten Elemente keine Dotterzellen sind, muß auch ihre Einwanderung in der Richtung gegen das Stomodäalende in Abrede gestellt werden. Auch von einem Lumen innerhalb der Mitteldarmanlage, das sogleich mit dem Stomodäallumen in Verbindung treten soll, habe ich nie etwas gesehen. Diese Angabe Wills rührt, was sich aus seinen Fig. 30, 34*a*, 31 unzweideutig ergibt, davon, daß er das verjüngte Stomodäalende an dorsalgekrümmten Keimstreifen als die Mitteldarmanlage angesprochen hat, während ihm die eigentliche Mitteldarmanlage unbekannt blieb. Zu Ende sei noch erwähnt, daß auch die Blutzellen, die man im Epineuralsinus antrifft, ihre Entstehung allein dem sekundären Entoderm verdanken und mit den Dotterzellen nichts gemeinsames haben.

Ich bin somit auf Grund meiner Untersuchungen zu folgenden Schlüssen gelangt: Die Dotterzellen nehmen am Aufbaue der Aphidenembryonen überhaupt keinen Anteil. Der Darm verdankt sein Entstehen den Derivaten zweier Keimblätter, nämlich denen des Ectoderms und des sekundären Entoderms, welches vom unteren Blatte (dem primären Entoderm oder Keimentoderm) abstammt. Erstere sind in dem äußerst langen Stomodäum und Proctodäum gegeben, welche größtenteils den Darmtractus aufbauen, letztere in den kleinen, unansehnlichen Mitteldarmanlagen repräsentiert, deren prospektive Bedeutung bei weitem geringer ist und die sich nur am Aufbaue der Darmschlinge beteiligen.

Anhangsweise sei noch bemerkt, daß ich bezüglich der Entwicklung und Deutung des sogenannten Pseudovitellus vollkommen den neueren Angaben Šulcs (1910) beistimmen kann. Eine Einwanderung von Zellen aus dem Eifollikel in den Embryo, sowie eine Degeneration der Follikelkerne (Will), oder ihre regen Teilungen (Tannreuther), die das Entstehen des Pseudovitellus bewirken sollen, findet auf Grund meiner Untersuchungen nicht statt. Die Deutung des Pseudovitellus als symbiotisch lebende Pilze (Šulc) hat viel anziehendes für sich.

5. Dotterarmut als modifizierender Faktor.

In den vorangehenden Abschnitten wurde mehrere Male darauf hingewiesen, daß der Pseudovitellus manche Entwicklungsvorgänge modifiziert; danach wollen wir einen andern modifizierten Faktor näher ins Gesicht fassen. Es ist nämlich sowohl aus der deskriptiven wie auch experimentellen Embryologie hinreichend bekannt, daß der Dotter auf die Entwicklung des Keimes einen mächtigen Einfluß ausübt, und daß die ontogenetischen Vorgänge abhängig von seiner Menge und Lagerung modifiziert werden. Die Dotterarmut der Aphidensommereier, wird wohl allgemein als ein sekundäres Merkmal bezeichnet, welches höchst wahrscheinlich durch die Viviparität bedingt wurde, während der Dotterreichtum der oviparen Insekten als eine primäre Erscheinung aufzufassen wäre. Eine sekundär erworbene Dotterarmut könnte aber auf den Verlauf mancher Entwicklungsvorgänge modifizierend einwirken und sekundär veränderte Verhältnisse schaffen. In den Sommereiern der Aphiden findet dies tatsächlich statt.

Vergleichen wir die Entwicklung der Aphidensommereier mit der der dotterreichen Eier oviparer Insekten, so erscheinen in der ersteren vor allem folgende Vorgänge und Organanlagen modifiziert: 1) Die ectodermalen Abschnitte des Darmes (Proctodäum und Stomodäum) erreichen an älteren Stadien (Textfig. VI) im Verhältnis zu den Dimensionen des ganzen Embryos, eine Länge, die in den dotterreichen Insekteneiern nicht zu beobachten ist. Hauptsächlich erscheint das Stomodäum als ein auffallend langer Schlauch, der an Länge die Hälfte der Längsachse des ganzen Embryos überragt. 2) Die Mitteldarmanlagen treten im Vergleiche zu diesen in den dotterreichen Insekteneiern, als kleine und unansehnliche Gebilde auf, die auch an älteren Entwicklungsstadien ihre früheren Dimensionen beibehalten. 3) Der Mitteldarm wird hier nicht als ein mächtiges, röhrenförmiges gegen das Stomo- und Proctodäum abgegrenztes Organ (wie in den dotterreichen Eiern) angelegt, er erscheint hier im Gegenteil als ein kleiner, solider Zellenhaufen, der aus der Verschmelzung beider Mitteldarmanlagen entsteht und in die Enden des Stomo- und Proctodäums aufgenommen wird. 4) Das secundäre Entoderm ist hier bei seiner Anlage stark reduziert, während es bei vielen dotterreichen Eiern viel stärker (Entodermstrang, Gastrulakeil) entwickelt wird.

In den dotterreichen Insekteneiern tritt vor allem das Stomo- und Proctodäum, welche sich mit ihren Enden an den Dotter anlegen und die Mitteldarmanlagen, welche ihn allseits umwachsen, mit dem letzteren in einen unmittelbaren Kontakt. Die Enden des Stomo- und Proctodäums erscheinen an älteren Stadien meist abgeflacht, was offenbar durch den gegenseitigen Druck, welchen erstere und der Dotter aufeinander ausüben, bewirkt wird. Die Mitteldarmanlagen müssen, um sich miteinander zu vereinigen, woran auch Zellen des medianen Stranges oft beteiligt sind, weit in die Länge auswachsen, wonach erst die Entwicklung des Mitteldarms, der am Dotter wie auf einer Form abgegossen wird, stattfindet. Wir sehen nun, daß diejenigen Organanlagen, die während der definitiven Ausbildung der betreffenden Organe bei oviparen Insekten, einen unmittelbaren Kontakt mit dem reichlich vorhandenen Dotter aufweisen, in der Entwicklung der dotterarmen Aphidensommereier, ziemlich stark modifiziert erscheinen. Letzteres läßt sich wohl, meiner Ansicht nach, unstreitig auf die Dotterarmut zurückführen. Es könnte weiter angenommen werden, daß die Dotterarmut ihren Einfluß im Laufe der Generationen, auch auf frühere Entwicklungsvorgänge ausdehnte und daß die spärliche Entwicklung des sekundären Entoderms durch sie verursacht wurde. Wir hätten dann hier mit einer Ökonomie der Entwicklungsvorgänge zu tun, die nur so viel Material schaffen, wieviel es zum Aufbau des betreffenden Organs (in diesem Fall des Mitteldarms) nötig ist.

Haben wir nun die Dotterarmut als modifizierenden Faktor kennen gelernt, so können wir anderseits in diesen Fällen, wo der Dotter in großer Menge vorhanden ist, auch seinen Einfluß auf die Entwicklung erläutern. Und in der Tat scheint das Längenwachstum des Stomo-

und Proctodäums durch seine Anwesenheit aufgehalten zu sein, während die Mitteldarmanlagen, deren prospektive Bedeutung es ist, den Mitteldarm aufzubauen, zu mächtigerer Entwicklung gezwungen werden. Dasselbe könnte auch auf die stärkere Entwicklung des sekundären Entoderms bezogen werden und es würde somit die Aphidenembryologie auf die Ontogonie dotterreicher Insekteneier manches Licht werfen können.

Allgemeiner Teil.

6. Über den morphologischen Wert der Dotterelemente.

Obwohl die Frage nach dem morphologischen Werte der Dotterzellen bei den Insektenembryonen, fast ebenso alt wie die Insektenembryologie selbst ist und obwohl ihr seitens zahlreicher Forscher viel Aufmerksamkeit wiederholte Male gewidmet wurde, müssen wir sie dennoch angesichts einiger Äußerungen, die neuerdings erschienen, für ungelöst ansehen. Wie bekannt, rechnete eine Reihe von älteren Forschern (Dohrn, Bütschli, Meyer, Bobretzki, Balfour, Ayers, Tichomirow u. a.) die Dotterzellen dem Entoderm zu, wobei sie, was sich später als unrichtig für die Pterygoten herausstellte, ihren Anteil am Aufbau des Mitteldarms festzustellen glaubten. Mit diesen Deutungen bezüglich des morphologischen Wertes der Dotterzellen, lassen sich gut die späteren Anschauungen Heymons' vereinigen, welcher die genannten Elemente auch als Entoderm auffaßte und die Entwicklung des sogenannten Blastoderms, bei gleichzeitigem Zurückbleiben von Furchungskernen im Dotter, als eine modifizierte epibolische Gastrulation, die sich von ähnlichen typischen Gastrulationen der Arthropodenvorfahren (Anneliden) herleiten läßt, betrachtete. Von einigen älteren Forschern hat er die Idee von der zweiphasigen Gastrulation (Weismann) übernommen und die betreffenden Vorgänge (Einwandern von Zellen aus dem sogenannten Blastoderm in den Dotter, Entwicklung des unteren Blattes) in einem ähnlichen Sinne, wie schon vorher Will, gedeutet. Der genannten Idee traten hernach auch noch einige Autoren (Noack, Dickel, Schwangart, Hirschler) bei; sie fassen aber die Gastrulationsphasen in einem etwas andern Sinne auf wie Heymons. Ihren Deutungen gemäß, gehört die Entwicklung des sogenannten Blastoderms und das Zurückbleiben von Kernen im Dotter (einig mit den Angaben Heymons') der ersten Gastrulationsphase zu, während die Entwicklung des sogenannten unteren Blattes, welches ihrerseits als primäres Entoderm (Keimentoderm — gegen

HEYMONS) angesprochen wurde, der zweiten Gastrulationsphase zuzurechnen ist. Der durchgreifendste Unterschied zwischen den Anschauungen HEYMONS' einerseits und denen der letztgenannten Forscher anderseits, besteht darin, daß ersterer nur die Dotterzellen als Entoderm betrachtet, während NOACK, DICKEL, SCHWANGART und ich auch das sogenannte untere Blatt dem Entoderm zurechnen (neuerdings haben NUSBAUM und FULINSKI das untere Blatt auch als primäres Entoderm aufgefaßt), da aber, wie bekannt, die Dotterzellen, zu Ende der Entwicklung, bei den Pterygoten degenerieren, nahm HEYMONS eine totale Degeneration dieses Keimblattes an, während die genannten Autoren und ich nur eine partielle Degeneration des Entoderms und zwar des Dotterentoderms behaupten, wobei das Keimentoderm unserer Ansicht nach erhalten bleibt und an der Entwicklung des Mesoderms und des Mitteldarmepithels beteiligt ist. Allerdings herrschen zwischen meinen Anschauungen und denen der drei Forscher gewisse Unterschiede, die ich nicht unerwähnt lassen will. So wurde seitens SCHWANGARTS ein obwohl geringer Anteil der Dotterzellen am Aufbaue des Mitteldarms bei Lepidopterenembryonen angenommen, eine Angabe, welcher ich auf Grund meiner Untersuchungen an den Embryonen derselben Insektengruppe keineswegs zustimmen kann, hernach wurde seitens aller drei Forscher eine flache Einsenkung im Blastoderm bei Embryonen verschiedener Insektengruppen (Musciden, Hymenoptera, Lepidoptera) beobachtet und als Blastoporus, welcher schon während der ersten Gastrulationsphase zum Vorschein tritt, gedeutet. Nach kritischer Sichtung des Tatsachenmaterials und auf Grund eigner Erfahrung (*Donacia*) habe ich den genannten Einsenkungen diesen morphologischen Wert abgesprochen und sie als Stellen betrachtet, an welchen das sogenannte Blastoderm zuletzt zur Entwicklung gelangt; dieser Deutung traten KORSCHELT und HEIDER (1910) bei. Ein Blastoporus existiert somit, meiner Ansicht nach, während der ersten Gastrulationsphase nicht. Aus dieser kurzen Zusammenstellung aller betreffenden Angaben ergibt sich wohl zur genüge, daß die Ansicht, die Dotterzellen seien als Entoderm aufzufassen, sowohl unter den älteren Forschern wie auch unter den Autoren des letzten Dezenniums sehr viele Anhänger zählte.

Nichtsdestoweniger äußern sich KORSCHELT und HEIDER in ihrem neuerdings erschienenen (1910) trefflichen Lehrbuche, bezüglich dieser Frage ziemlich unbestimmt so, daß man sogar zur Überzeugung kommen könnte, sie seien bezüglich unsrer Frage einer ganz entgegengesetzten Ansicht, als alle vorher genannten Forscher. Einige Sätze aus ihrem Lehrbuche mögen ihre Stellung näher präzisieren. So lesen wir an einer Stelle folgendes: »Man wird wohl geneigt sein die Dotterzellen dem Entoderm zuzurechnen und in ihnen bei den Pterygoten einen abortiven Teil des Entoderms zu erblicken« (s, S. 412); einige Zeilen weiter: »So werden ja beispielsweise auch beim Scorpion oder bei den Cephalopoden zuerst Dotterzellen und nachher Entodermzellen gebildet. Die Vorstellung einer in zwei Schüben ablaufenden Gastrulation hat sonach nichts übermäßig Befremdendes« (s. S. 413). Anderseits finden wir aber zwei Seiten weiter folgende Sätze: »Man wird es für berechtigt halten dürfen, die Dotterzellen der Insekten dem Entoderm zuzurechnen, aber es liegt kein Grund vor, in den verschiedenartigen Vorgängen der Dotterzellenbildung einen Gastrulationsakt zu erblicken (s. S. 415); einige Zeilen weiter: »Wir möchten am liebsten die ganze Dotterzellenbildung aus der Frage nach der Keimblätterbildung der Insekten ausgeschaltet wissen, wie man dies in ähnlichen Fällen bei andern Tiergruppen auch getan hat«. (Ganz dieselbe Stellung nahm bezüglich der Dotterzellen schon vorher KOWALEWSKI ein.) Ihrer Meinung nach führt es zu einer Verwirrung, »wenn man mit HEYMONS die Blastodermbildung der Insekten als Gastrulation betrachtet . . .« Diesen Äußerungen gegenüber erlaube ich mir folgendes zu bemerken: Entweder rechnen wir die Dotterzellen dem Entoderm zu, dann müssen wir alle Vorgänge, die zu ihrer Entwicklung führen, als Gastrulation auffassen, oder wir schalten sie aus den Keimblättern aus und somit kann auch ihre Entwicklung nicht als Gastrulationsakt gedeutet werden — tertium non datur. In den folgenden Zeilen beabsichtige ich auf diese Frage nochmals einzugehen, in der Hoffnung, sie der gewünschten Lösung näher bringen zu können. Um dieser Aufgabe wenigstens teilweise mächtig zu werden, schien es mir angezeigt, die frühen Entwicklungsvorgänge bei den Insekten mit den nämlichen Prozessen bei allen andern Arthropodengruppen (nicht nur den Tracheaten, was meinerseits schon früher (1907) vorgenommen wurde) sowie bei Tiergruppen (Selachier, Teleostier, Cyclostomata, Cephalopoden, Pyrosomen), die andern Typen angehören, zu vergleichen, um auf eine möglichst breite Basis von Tatsachen gestützt, einen allgemeineren Gesichtspunkt bezüglich unsrer Frage zu gewinnen.

Wie es sich aus der, die Arthropodenembryologie betreffenden, Literatur ergibt, entwickeln sich im großen und ganzen die Dotterzellen auf zweierlei Weise: Sie können entweder den Furchungskernen direkt entstammen, bleiben in diesem Falle im Dotter zurück und beteiligen sich am Aufbaue des sogenannten Blastoderms nicht, oder sie werden seitens der peripher gelagerten Zellenschicht (Blastoderm) produziert und wandern erst nachträglich in den Dotter hinein. Beide Entwicklungsmodi der Dotterzellen verlaufen, wenn wir sie bei ein und derselben Form kombiniert antreffen, nicht vollkommen gleichzeitig, sondern scheinen voneinander, obwohl nicht streng, zeitlich geschieden zu sein. Bezüglich der Quelle, welcher die in den Dotter eingewanderten Zellen entstammen, könnte man weiter folgende Varianten unterscheiden: In den einen Fällen entwickeln sie sich aus dem sogenannten Blastoderm an allen beliebigen Stellen, in andern nehmen sie ihren Ursprung nur von differenzierten Regionen des sogenannten Blastoderms, und zwar von den Keimanlagen (Keimscheiben, Keimstreifen), in noch andern entstammen sie den beiden genannten Quellen. Ihr zeitliches Auftreten kann zur Entwicklung des sogenannten unteren Blattes (Keimentoderm) auch in einem verschiedenen Verhältnis stehen und so geht es entweder der Differenzierung des Keimentoderms voran oder es schließen beiderlei Vorgänge eng aneinander an, oder auch beiderlei Elemente verdanken ihren Ursprung einer gemeinsamen Anlage, wonach erst eine Scheidung in Dotterzellen und Keimentoderm erfolgt.

Wie finden wir nun die genannten zwei Entwicklungsmodi der Dotterzellen, wie auch die im Bereiche des zweiten Entwicklungsmodus vorkommenden Varianten, auf die verschiedenen Arthropodengruppen verteilt? Zuerst betrachten wir die zwei Entwicklungsmodi: Beide sind aus der Entwicklung der Insekten sowohl der Apterygoten wie auch der Pterygoten bekannt. Während wir aber den ersten wie es scheint, immer mit dem zweiten kombiniert antreffen, tritt der zweite, wie bekannt, obwohl viel seltener, auch selbständig auf. Ausschließlich nach dem zweiten Entwicklungsmodus differenzieren sich die Dotterzellen, soweit bis jetzt bekannt ist, nur bei wenigen Pterygoten (*Gryllotalpa* — HEYMONS, KOROTNEFF, NUSBAUM und FULINSKI; *Mantis* — GIARDINA; *Periplaneta* — HEYMONS; *Neophylax* — PATTEN) und Apterygoten (*Campodea* — UZEL), während die meisten Pterygoten (Coleoptera, Lepidoptera, Orthoptera, Hymenoptera) und auch einige Apterygoten (*Lepisma* — HEYMONS, UZEL; *Machilis* — HEYMONS) beide Entwicklungsmodi kombiniert aufweisen. Auch bei den Onychophoren sehen wir einerseits beide Entwicklungsmodi kombiniert (*Peripatus novae-zelandiae* — L. SHELDON) anderseits den zweiten selbständig (*Eoperipatus weldoni* — EVANS) auftreten. Ganz das nämliche ergibt sich aus der Embryologie der Arachniden, wo auch beide Entwicklungsmodi der Dotterzellen auftreten und zwar so wie bei den vorher genannten Arthropodengruppen: in den einen Fällen beide Entwicklungsmodi kombiniert, in andern ausschließlich nur der zweite. Eingehend wurde diese Frage seitens SCHIMKEWITSCH in seiner *Telyphonus*-Arbeit behandelt, wo er sich bezüglich dieser Vorgänge folgendermaßen äußert: »Die Bildung des Blastoderms bei den *Pedipalpida*, *Araneida*, *Phalangida* und *Acarina* erfolgt auf gleiche Weise durch Hervortreten der Zellenelemente an die Oberfläche des Eies; während jedoch bei den *Pedipalpida*, *Araneida* und *Acarina* alle diese Elemente an die Peripherie wandern, bleibt bei den *Phalangida* ein Teil derselben im Dotter zurück. Einige Zeilen weiter lesen wir folgendes: »Die Vitellophagen entstehen bei den *Phalangida* aus eben diesen im Dotter zurückgebliebenen Elementen, bei allen übrigen . . . . aus Zellen des Blastoderms. Bei den *Phalangida*, *Araneida* und vielleicht auch bei den *Pedipalpida* entstehen die Vitellophagen auch auf Kosten der sich von der undifferenzierten Meso-Entodermanlage ablösenden Elemente.« Neuerdings konnte KAUTSCH ein Zurückbleiben von Furchungszellen im Dotter auch bei den Araneiden (*Agelena*) feststellen. Bei den Scorpionen, die bekanntlich eine typische discoidale Furchung besitzen, entwickeln sich die Dotterzellen aus der Keimscheibe etwas bevor noch die Bildung des sogenannten unteren Blattes begonnen hat (BRAUER), sie lösen sich aber wahrscheinlich nachträglich auch vom primären (Keim-)Entoderm ab. Auch die Embryonalentwicklung der Crustaceen stimmt mit den nämlichen Vorgängen bei andern Arthropodengruppen ziemlich gut überein, obwohl bei ihnen der zweite Entwicklungsmodus ähnlich wie bei den Arachniden vorzuherrschen scheint und sowohl bei den Entomostraca (*Cladocera*, *Copepoda*), wie auch bei den Malacostraca (*Isopoda*, *Decapoda*, *Schizopoda*) aufgefunden wurde, während der erste mit dem zweiten kombiniert, nur ausnahmsweise vorzukommen scheint und aus der Entwicklung einiger Amphipoden bekannt ist. So konnte HEIDECKE für *Gammarus locusta* feststellen, daß »wenn das Blastoderm vollständig gebildet ist, so sind . . . noch nicht alle Kerne mit ihren Plasmasphären an die Oberfläche gerückt. Viele verbleiben im Innern des Eies und werden dort später resorbiert.« Ein ähnliches Verhalten der Dotterzellen konnte auch schon früher ROSIJSKAYA bei *Orchestia littorea* beobachten. Und zuletzt finden wir auch bei den Myriopoden (ZOGRAF — *Geophilus*, HEYMONS — *Scolopendra*) beide Entwicklungsmodi der Dotterzellen vorhanden und zwar auf Grund unseres heutigen Wissens, stets immer miteinander kombiniert; ein selbständiges Auftreten des zweiten Entwicklungsmodus ist heutzutage unbekannt, was sich aber, wie mir scheint, daraus erklären läßt, daß uns derzeit nur wenige Untersuchungen bezüglich der Myriopodenentwicklung vorliegen. Fassen wir nun das vorher Gesagte zusammen, so ergibt sich folgendes: Bei allen Arthropodengruppen sind beide Entwicklungsmodi der Dotterzellen (Zurückbleiben im Dotter und Auswanderung aus den peripher gelagerten Zellenschichten — Blastoderm, Cumulus, Keimscheibe, Keimstreif) vorhanden, wobei der erste in allen Gruppen mit dem zweiten kombiniert auftritt, während der zweite fast in allen Gruppen auch selbständig vorkommen kann.

Trotzdem, daß beide Entwicklungsmodi der Dotterzellen eine für die Embryonalentwicklung sämtlicher Arthropodengruppen gemeinsame Erscheinung ist, versuchte man verschiedenerseits über die phylogenetische Beziehung beider Entwicklungsmodi rein auf Grund der Insektenembryologie klar zu werden. Im Jahre 1895 war HEYMONS der Ansicht, »daß das Verhalten gewisser Orthopteren, bei denen noch sämtliche Furchungsprodukte zu Blastodermzellen werden, als das ursprünglichere anzusehen ist.« 6 Jahre später (1901) schien ihm »die Ansicht den Vorzug zu verdienen, daß das Zurückbleiben einer Anzahl von Furchungszellen . . . im Nahrungsdotter, ein ursprünglicheres Verhalten darstellt.« Einer ähnlichen Meinung wie HEYMONS im Jahre 1896 ist auch SCHWANGART: »Der zweite Modus (das ist das Zurückbleiben von Zellen im Dotter) wird von dem erstgenannten (das ist von der Einwanderung von Zellen in den Dotter) als dem ursprünglicheren abgeleitet.« Auch KORSCHELT und HEIDER (1909) äußern sich bezüglich dieser Frage ganz auf die ähnliche Weise: »Wir werden als ursprüngliches Verhalten wohl dasjenige in Anspruch nehmen dürfen, bei welchem zunächst sämtliche Furchungszellen an die Oberfläche geraten, . . . worauf die Vittellophagen . . . in das Innere des Dotters zurückwandern. Angesichts dieser Äußerungen möchte ich nun bemerken, daß die Frage, welcher von den beiden Entwicklungsmodus der Dotterzellen phylogenetisch älter ist, auf Grund der Insektenembryologie kaum gelöst werden könnte, denn wir finden beide Entwicklungsmodi schon bei den primitiv organisierten Insekten (Apterygoten) an und sie sind uns auch aus der Entwicklung der phylogenetisch älteren Tracheatengruppen (Myriopoden, Onychophoren) bekannt. Es scheint mir somit die ganze Fragestellung vielleicht nicht ganz zutreffend zu sein und ich möchte eher die Meinung vertreten, daß die höher organisierten Tracheatengruppen (Myriopoden, Insekten) und wahrscheinlich auch andere höher organisierte Arthropodengruppen

(Arachniden, Crustaceen) beide Entwicklungsmodi schon von ihren Vorfahren ererbt haben, was eine Stütze in der Entwicklung der Onychophoren zu haben vermag, bei denen beide Entwicklungsmodi schon vorhanden und die, was ihre Organisation anbelangt, am nächsten den Anneliden zu stellen sind.

Der erste Entwicklungsmodus der Dotterzellen (Zurückbleiben im Dotter) erscheint bei allen Arthropodengruppen ziemlich einförmig, der zweite dagegen (Einwandern in den Dotter) unterliegt zahlreichen Variationen, die schon vorher in den drei Hauptvarianten zusammengefaßt wurden. Bei den Onychophoren, nämlich bei *Peripatus novae zelandiae* (SHELDON), *Eoperipatus weldoni* (EVANS) und wahrscheinlich auch bei *Peripatus capensis* (BALFOUR) stammen sämtliche in den Dotter eingewanderte Zellen von dem Keimstreifen und zwar der Gastralrinne ab, eine Einwanderung von Zellen aus den übrigen Regionen des Blastoderms scheint hier nicht stattzufinden. Den Onychophoren schließen sich bezüglich dieser Vorgänge ziemlich gut die Crustaceen an, wo eine Dotterzellenproliferation im Bereiche der Keimscheiben bzw. Keimstreifen von statten geht und aus der Entwicklung verschiedener Crustaceenfamilien (Cladocera, Isopoda, Amphipoda, Schizopoda, Decapoda) bekannt ist. Dabei findet hier auch in manchen Fällen eine echte perivitelline Sonderung statt (HÄCKER — Cladocera). Etwas verschieden gestalten sich diese Prozesse bei den Arachniden und Myriopoden. Bei den ersteren kommt eine Einwanderung von Dotterzellen sowohl vom Keimstreifen (Cumulus) wie auch von andern Blastodermregionen aus, vor. Nach der eingehenden Zusammenstellung SCHIMKEWITSCHS findet erstere bei den Araneiden, Pedipalpiden und Acariden statt, bezüglich der letzteren äußert er sich folgendermaßen: »Bei den Phalangida, Araneida und vielleicht auch bei den Pedipalpida entstehen die Vitellophagen auch auf Kosten der sich von der undifferenzierten Meso-Entodermanlage ablösenden Elemente« — anders gesagt, sie werden vom Keimstreifen (Cumulus) produziert. Ganz ähnlich verläuft die Dotterzelleneinwanderung bei den Myriopoden. Bei *Scolopendra* (HEYMONS) wuchern Zellen sowohl vom Cumulus, wie auch vom Blastoderm in den Dotter ein. Aus der Arbeit ZOGRAFFS kann man sich bezüglich dieser Vorgänge nicht genau orientieren, dennoch scheint seine Fig. 49 ein Einwandern von Dotterzellen vom Keimstreifen aus, zu veranschaulichen. Für die Insekten ist ein Einwandern von Dotterzellen aus beliebigen Stellen des Blastoderms in vielen Fällen und bei verschiedenen Gruppen (Coleoptera, Muscidae, Orthoptera u. a.) festgestellt. Auch der Keimstreif soll sowohl bei den Apterygoten (*Lepisma*), wie auch bei den Pterygoten (*Endromis*, Aphidae) in manchen Fällen an der Produzierung von Dotterzellen beteiligt sein, welchen Vorgängen vielleicht auch die bei den Orthopteren (Heymons) und Coleopteren (Hirschler) beobachtete Paracytenbildung zugerechnet werden könnte. Aus dieser kurzen Zusammenstellung des Tatsachenmaterials ergibt sich folgendes: Bei den am meisten primitiv und annelidenförmig organisierten Onychophoren findet eine Einwanderung von Zellen in den Dotter nur im Bereiche des Keimstreifens statt, bei allen andern Arthropodengruppen, die meisten Crustaceen, bei denen sich primitive Verhältnisse erhalten haben, ausgenommen, sind an der Dotterzellenbildung entweder Keimstreif und Blastoderm oder wie bei vielen Pterygoteninsekten nur Blastoderm beteiligt. Somit könnte, meiner Ansicht nach, angenommen werden, dass die Dotterzellenproliferation die zuerst nur auf den Keimstreifen beschränkt war, sich während der phylogenetischen Entwicklung der Arthropoden auf einen größeren Teil des Blastoderms ausdehnte und in manchen Fällen sogar vollständig auf das Blastoderm verlegt wurde. Dies angenommen, müßten wir die multipolare Einwanderung der Dotterzellen, die in der Literatur als diffuse Gastrulation (Korotneff) oder perivitelline Sonderung (Heymons) bekannt ist, für eine Neuerwerbung der höher organisierten Arthropodengruppen (Insekten, Myriopoden, Arachniden) ansehen.

Angesichts dessen, daß in manchen Fällen (z. B. bei den Onychophoren und Crustaceen) die Dotterzellenbildung beim zweiten Entwicklungsmodus ausschließlich an den Keimstreif gebunden ist, scheint es uns angezeigt zu sein, auf das Verhältnis der Dotterzellenbildung zu der an derselben Stelle stattfindenden Entwicklung des sogenannten unteren Blattes (Keimentoderm) näher einzugehen. Im vorherigen Abschnitte wurde die Dotterzellenbildung nur bezüglich ihrer Entwicklungsstellen betrachtet, jetzt soll das zeitliche Verhältnis zwischen der Dotterzellen- und Keimentodermentwicklung auseinandergesetzt werden. Wir beginnen wiederum mit den Onychophoren: Bei ihnen wuchern Zellen in den Dotter nur vom Keimstreifen aus, erst nachträglich scheint eine Sonderung unter diesen Elementen einzutreten (*Peripatus novae-zelandiae*), indem die einen das Mitteldarmepithel aufbauen, während die andern mit den im Dotter zurückgebliebenen Zellen als echte Dotterzellen (Vitellophagen) fungieren und endlich, ohne einen Anteil am Aufbau des Embryokörpers zu nehmen, in

Degeneration verfallen. Bei *Eoperipatus* sollen nach den Angaben Evans, alle im Dotter sich befindenden Zellen zum Aufbau des Mitteldarms verbraucht werden, doch scheint mir dies, angesichts der aus der Entwicklung aller Arthropodengruppen bekannten Tatsachen, vielleicht noch einer Nachprüfung zu bedürfen. Allerdings scheinen hier Dotterzellen und Keimentoderm aus einer gemeinsamen Anlage hervorzugehen und somit nicht nur lokal, sondern auch zeitlich sehr innig aneinander gebunden zu sein. Beide entstehen gemeinsam, ihre Sonderung erfolgt somit gleichzeitig. Ganz ähnlich gestalten sich die Verhältnisse bei den Crustaceen, wo in den meisten Fällen sowohl bei den Entomo- (Cladocera, Leptodora u. a.), wie auch bei den Malacostracen (Decapoda: *Astacus*, *Palaemon*, *Maja* u. a., Isopoda: *Asellus*, *Jaera*, *Ligia*, Cymothoa, Schizopoda: *Mysis*, *Neomysis*), beide Zellenelemente, Keimentoderm und Dotterzellen gleichzeitig und aus ein und derselben Anlage entstehen, wonach erst eine Sonderung beider auftritt. Nichtsdestoweniger kann bei den Crustaceen die Dotterzellenbildung der Keimentodermentwicklung etwas voraneilen, immer aber noch an die letztere ziemlich innig anschließen. Beispiele dafür finden wir in der Entwicklung mancher Decapoden (*Alpheus* — Herrick) und Amphipoden (*Gammarus* — Heidecke). Bei *Alpheus* sollen Dotterzellen schon vor dem Erscheinen des Gastrulagrübchens an den Dotter abgegeben werden und auch bei *Gammarus locusta* wandern die zuerst vom Keimstreifen hervorgewucherten Zellen sämtlich in den Dotter, wo sie zu Vitellophagen werden, während die später proliferierten Zellen unter dem Ectoderm verweilen und das Keimentoderm bilden. Bei den Myriopoden eilt die Dotterzellenbildung im Bereiche des Blastoderms, wie aus dem eingehenden Studium Heymons' an *Scolopendra* bekannt ist, der Entwicklung des unteren Blattes am Cumulus voran, findet aber noch auch während der Wucherungsvorgänge am Cumulus statt; beide Prozesse — Dotterzellenbildung und Entwicklung des Keimentoderms — greifen hier somit ineinander. Ähnliche Verhältnisse, wie bei den Myriopoden liegen auch bei vielen Arachniden vor, wo die Einwanderung von Dotterzellen aus beliebigen Stellen des Blastoderms der Keimentodermentwicklung teilweise vorangeht, später aber auch vom Cumulus aus stattfindet. Daneben haben sich hier bei manchen Formen primitivere Verhältnisse erhalten z. B. bei *Phalangium* (Schimkewitsch), *Theridium* (Morin) und den, eine discoidale Furchung besitzenden Scorpionen, wo die Dotterzellenproliferation nur vom Cumulus auszugehen scheint. Dasselbe, was bezüglich der Myriopoden gesagt wurde, bezieht sich auch auf die Insektenentwicklung. Auch hier geht die diffuse »Gastrulation« der Entwicklung des Keimentoderms voran, außerdem können aber noch Zellenelemente in manchen Fällen vom unteren Blatte abgegeben werden (*Lepisma, Endromis*) und dasselbe ist uns auch von der Paracytenbildung bekannt. Wir sehen nun, daß während bei den primitiv organisierten Onychophoren beiderlei Elemente an derselben Stelle aus einer gemeinsamen Anlage entstehen und somit auch ihre Sonderung zeitlich zusammenfällt, bei den höher organisierten Arthropodengruppen (Arachniden, Myriopoden, Insekten) sich gleichzeitig mit einer mehr oder weniger strengen räumlichen Sonderung der bezüglichen Vorgänge auch eine zeitliche Sonderung — eine Heterochronie herausgebildet hat. Die der Keimentodermentwicklung vorangehende Dotterzellenbildung und zwar aus beliebigen Stellen des Blastoderms, wie bei den Arachniden, Myriopoden und Insekten, möchten wir somit als eine sekundäre Erscheinung betrachten, die auf die primären Verhältnisse, welche bei den Onychophoren herrschen, zurückzuführen ist. Da wir aber in unseren früheren Arbeiten (1907, 1909) die Entwicklung des unteren Blattes als zweite Gastrulationsphase aufgefaßt haben, können wir nun auf Grund der vorangehenden Auseinandersetzungen, im Bereiche dieser Gastrulationsphase zwei räumlich und zeitlich und zwar verschieden streng voneinander gesonderte Momente unterscheiden, nämlich die Dotterzellenbildung und die Keimentodermentwicklung. Angesichts dessen, daß wir die Dotterzellenbildung der zweiten Gastrulationsphase zurechnen, müssen wir sämtliche vom Blastoderm und Keimstreifen in den Dotter eingewanderte Zellen für Entodermelemente ansehen. Somit scheint mir der morphologische Wert der nach dem zweiten Entwicklungsmodus entstandenen Dotterzellen in genügender Weise aufgeklärt zu sein.

Wir wenden uns nun hauptsächlich denjenigen Dotterzellen, die nach dem ersten Entwicklungsmodus (Zurückbleiben im Dotter) entstehen, zu. Bezüglich dieser Frage haben wir schon vorher bemerkt, daß dieser Entwicklungsmodus bei allen Arthropodengruppen aufzufinden ist und daß derzeit keine Tatsachen vorliegen, die eine Herausbildung dieses Vorganges im Bereiche des Arthropodentypus zu vermuten erlaubten. Wir haben auch darauf hingewiesen, daß angesichts dessen beide Entwicklungsmodi, also auch der erste, höchst wahrscheinlich von den Vorfahren der Arthropoden vererbt wurde. Man ist wohl allgemein geneigt, die Anneliden für die Vorfahren der Arthropoden anzusehen und es wäre nun jetzt unsre Aufgabe die Dotterzellenbildung der Arthropoden mit der Keimblätterdifferenzierung der ersteren zu vergleichen. Den zweiten Entwicklungsmodus der Dotterzellen erlaube ich mir umgehend zu behandeln, da sein morphologischer Wert mir genügend aufgeklärt zu sein scheint. Dieser Modus läßt sich bekanntlich auf die Entwicklung des unteren Blattes zurückführen, den letztgenannten Vorgang können wir aber ungezwungen für gleichwertig mit der embolischen Grastrulation der Anneliden ansehen. Darüber herrscht derzeit eine ziemlich große Einigkeit unter den Forschern und auch KORSCHELT und HEIDER neigen dieser Anschauung zu. Bezüglich des ersten Entwicklungsmodus bin ich in meinen früheren Arbeiten den Deutungen HEYMONS', welcher die intravitelline Sonderung auf die Epibolie der Anneliden zurückzuführen versuchte, beigetreten. Diesen Vergleich halten KORSCHELT und HEIDER für verfehlt, indem sie darauf hinweisen, daß »unter Epibolie die Umwachsung einer Macromerengruppe durch eine vom animalen Pole her sich vorschiebende Micromerenhaube« zu verstehen ist, »und ein typisches Beispiel für Epibolie ist die Gastrulation der Ctenophoren.« Daß bei den Arthropoden keine typische Epibolie vorliegt, darüber war sich sowohl HEYMONS wie auch ich vollkommen klar, daraus aber, daß bei einer Tiergruppe die Gastrulation nicht typisch verläuft, kann doch wohl nicht geschlossen werden, daß dieser Vorgang überhaupt keine Gastrulation ist. Es ist wohl möglich, daß dieser ganze Vorgang eher als eine Delamination aufzufassen ist (KORSCHELT und HEIDER), dem gegenüber sei aber bemerkt, daß auch zwischen Epibolie und Delamination keine allzu strenge Grenze zu ziehen ist, denn bei der Epibolie werden am animalen Pole Micromeren abgespaltet, die die Macromeren umwachsen, anderseits, wie es aber eben bei der typischen Epibolie der Ctenophoren vorgeht, werden Micromeren auch in den seitlichen Partien des Embryos abgegeben, die sich an die ventralwärts wachsende Micromerenhaube anschließen. Wie also bei der Delamination die Spaltung der Blastomeren an verschiedenen Stellen stattfindet, so ist auch bei der Epibolie die Micromerenbildung keineswegs immer an den animalen Pol gebunden. Und eben darin möchte ich den gemeinsamen Charakterzug erblicken, welcher uns erlaubt, die intravitelline Sonderung der Arthropoden auf die Epibolie der Anneliden zurückzuführen. Für unsre Annahme sprechen aber noch andere Gründe: Wenn wir die intravitelline Sonderung der Arthropoden mit manchen Gastrulationstypen und zwar mit den seitens KORSCHELT und HEIDER als *Morula*-Delamination und syncythiale Delamination bezeichneten Typen vergleichen, so muß man wohl zu dem Schlusse kommen, daß in allen diesen Fällen ein und dieselbe Erscheinung vorliegt. Hauptsächlich frappant ist die Ähnlichkeit der intravitellinen Sonderung zur syncytialen Delamination (*Turritopsis* — RITTENHOUSE). Faßt man nun diese Delaminationen als Gastrulation auf, so muß man, meiner Ansicht nach, auch die intravitelline Sonderung (den ersten Entwicklungsmodus) der Arthropoden als Gastrulation deuten. Die Gleichwertigkeit beider Vorgänge wird auch noch dadurch erhöht, daß sowohl die Dotterzellen der Arthropoden, wenigstens ein geringer Teil von ihnen (bei den phylogenetisch älteren Formen.: *Onychophora, Apterygota*), wie auch die, nach erfolgter Delamination im Innern des Embryos liegenden Entodermzellen, den Darm (bei den Arthropoden den Mitteldarm) aufbauen, sich also nicht nur genetisch und topographisch, sondern auch funktionell fast gleichkommen. Es ist auch wohl aus der Entwicklung fast sämtlicher Tiergruppen bekannt, daß die ersten zwei Zellenkomplexe, die sich im Embryo topographisch gegenüberstehen, wie bei den Arthropoden das sogenannte Blastoderm und die Dotterzellen, als die ersten zwei Keimblätter (Ecto- und Entoderm) angesprochen werden und dasselbe ist auch auf die Arthropoden zu beziehen[1]. Alle erwähnten Gründe bewegen mich somit dazu, bei meiner früheren Annahme zu bleiben, die im Dotter zurückgebliebenen Zellen für Entodermelemente zu betrachten und den ersten Entwicklungsmodus, der, wie bekannt, immer mit dem zweiten kombiniert auftritt, als die erste Gastrulationsphase zu deuten. Angesichts dessen aber, daß die intravitelline Sonderung, wie schon vorher erwähnt wurde, nicht allen Arthropoden zukommt, können wir somit auch die zweiphasige Gastrulation nicht als eine für diesen Tiertypus allgemeine Erscheinung ansehen, wir müssen vielmehr bei den Arthropoden bezüglich ihrer Gastrulationsvorgänge zwei Typen, die in allen Arthropodengruppen vertreten sind, unterscheiden: In den ersten findet eine zweiphasige Gastrulation (intravitelline Sonderung und Keimentodermentwicklung, der auch die perivitelline Sonderung zuzurechnen ist) statt, in den zweiten ist die Gastrulation »einphasig«, wobei sämtliche in diesem Typus stattfindenden Gastrulationsvorgänge (Keimentodermentwicklung samt perivitelliner Sonderung) der zweiten Gastrulationsphase des ersten Typus gleichzusetzen sind. Konsequenterweise ergibt sich daraus, daß dem Typus mit zweiphasiger Gastrulation ein Blastulastadium fehlt und die Furchungsstadien direkt in das Gastrulationsstadium übergehen, während dem Typus mit einphasiger Gastrulation ein Blastulastadium zukommt und zwischen die Furchungsstadien und das Gastrulationsstadium eingeschoben ist. Die Annahme einer ein- und zweiphasigen Gastrulation, sowie das Fehlen der Blastula, scheint mir auch übrigens nichts Befremdendes in sich zu haben, denn wir treffen auch bei den Arthropodenvorfahren (Annelliden) beide Gastrulationstypen (Embolie und Epibolie mit nachträglicher Entodermeinwucherung) vertreten und auch das Fehlen und Vorkommen eines Blastulastadiums im Bereiche eines Tiertypus, abhängig davon ob Epibolie oder Embolie stattfindet, ist uns aus der Entwicklung verschiedener Tiertypen (Anneliden, Mollusken u. a.) bekannt.

---

[1] Bezüglich dieser Frage ist zu bemerken, daß die frühe Sonderung des Mesenchyms bei den Echiniden seitens KORSCHELTS als ein sekundär verlegter Vorgang gedeutet wird, welcher bei andern Echinodermen der Gastrulation folgt.

Somit sind wir vom genetischen (morphologischen) Standpunkte zum Schlusse gelangt, daß sämtliche Dotterzellen der Arthropoden, auf welche Weise sie auch entstanden, als Entodermelemente zu betrachten sind. Fassen wir nun die ganze Frage vom funktionellen (physiologischen) Standpunkte ins Gesicht, so zeigen diese Zellen auch ein einheitliches Verhalten: Sie verarbeiten und verflüssigen den Dotter, danach verfallen sie entweder sämtlich oder teilweise in Degeneration. Ihrem Verhalten nach können wir sie nun gewissermaßen dem Darmentoderm entgegen stellen und so würde bei den Arthropoden zweierlei Entoderm zu unterscheiden sein: Ein vorübergehendes Dotterentoderm und ein am Aufbau des Embryos beteiligtes (Mitteldarmentwicklung) Keimentoderm (Darmentoderm).

Haben wir nun für die Entwicklung der Arthropoden eine funktionelle Differenzierung des Entoderms und die in allen Arthropodengruppen vorkommende zweiphasige Gastrulation angenommen, so fragt es sich jetzt, ob diese Erscheinungen nicht allgemeiner Natur sind und auch in der Entwicklung andrer Tiertypen nicht zu finden wären. Da sie eben in den dotterreichen Arthropodeneiern vorhanden sind, würde wohl ihr Auftreten, auch bei anderen, dotterreiche Eier besitzenden Tiergruppen vor allem zu erwarten sein. Wir wenden uns nun der Entwicklung der Fische (Teleostier und Selachier), der Cephalopoden und der Pyrosomen zu, denen bekanntlich dotterreiche Eier zukommen.

Bei den Fischen (Teleostier, Selachier) finden wir unter der Keimscheibe an Stadien, wo die Furchung zu Ende geht, eine Zellenschicht, die aus der Literatur unter dem Namen Periblast, Parablast und Dottersyncytium bekannt ist und die zum Dotter in einer sehr innigen Beziehung steht. Ihre Entstehung kann bei den Teleostiern sich in zwei Grundtypen vollziehen und zwar entwickelt sie sich bei den einen Formen gleichzeitig an der ganzen Basis der Keimscheibe (Salmoniden — HENNEGUY, KOPSCH; *Julis* — LWOFF; *Carassius* — KOWALEWSKI; Wels, Karpfen, Bitterling — REIS), bei andern verdankt sie ihre Entstehung den an der Peripherie der Keimscheibe und am Dotter liegenden Randzellen (*Crenilabrus* — KOPSCH, *Lebias* — REIS), die wiederholten Teilungen unterliegen und deren Teilungsprodukte sich centralwärts vorschieben, auf welche Weise eine sich zwischen der Keimscheibe und dem Dotter erstreckende Zellenschicht gebildet wird. Dieser Parablast, der sich von der darüber liegenden eigentlichen Keimscheibe durch eine Art Delamination ziemlich scharf abgrenzt, produziert nachträglich Blastomeren, welche sich zwischen die über ihm gelagerten Blastomerenschichten einschieben, anderseits soll er seitens der zuletzt genannten Schichten eine Verstärkung erfahren (WENCKEBACH, REINHARD), indem einzelne Blastomeren basalwärts wandern und in den Parablast einverleibt werden. Als wichtig für unsre Frage mag noch auch dies hervorgehoben werden, daß die innige Verbindung des Parablasts mit dem Dotter eine primäre ist, was seitens zahlreicher Forscher (KOWALEWSKY, HOFFMANN, KOPSCH, LWOFF, REIS) für mehrere Formen festgestellt wurde und dem gegenüber die Angaben SOBOTTAS, welcher eine Abgrenzung der Blastomeren (in jungen Stadien) gegen Dotter angenommen, wenig wahrscheinliches an sich haben. REIS weist auch darauf hin, daß das primäre Zusammenhängen der Keimscheibe mit dem Dotter, an ihrer ganzen Basis, angesichts der Entwicklung der Ganoiden (SALENSKY — Acipenser) ein phylogenetisch altes Verhalten ist. Wie steht es jetzt nun mit der Entwicklung des das Darmepithel aufbauenden Entoderms? Ohne hier auf die Einzelheiten einzugehen, sei im allgemeinen bemerkt, daß höchst wahrscheinlich das Darmentoderm auf dem Wege eines Umschlages am hinteren Rande der Keimscheibe entsteht und sich nachher, auf dem Parablaste liegend, kopfwärts voranschiebt. Dafür sprechen die Angaben einer ganzen Reihe von Forschern (KOWALEWSKY, GOETTE, CON, HIS, ZIEGLER, SAMASSA, neuerdings BERENT, SOMMER, REIS), die wohl der entgegengesetzten Annahme (LWOFF, BROOK, BOEKE), das Darmentoderm entstehe aus dem Parablast, wie mir scheint, vorzuziehen ist. Dafür spricht die Entwicklung des Darmentoderms bei den primitiver organisierten Selachiern, wo es doch auch, wie bekannt, durch einen Umschlagsvorgang am hinteren Keimscheibenrande gebildet wird und sich mit dem central gelagerten Dotterentoderm (mit dem Dotterentoderm der Arthropoden nicht zu verwechseln) vereinigt. Ähnlich liegen nun wahrscheinlich, worauf Reis hinweist, auch die Verhältnisse bei den Teleostiern, wo das vom hinteren Keimscheibenrande kopfwärts wachsende Entoderm mit den central gelagerten, schon früher vom Parablast abgefurchten Zellen, verschmilzt. Auf die Entwicklung des Parablastes und des Darmentoderms bei den Selachiern, brauche ich hier, wie mir scheint, nicht näher einzugehen, denn sie stimmt, wie bekannt, in ihren Hauptzügen mit den nämlichen Vorgängen der Teleostier überein.

Vergleichen wir nun die genannten Entwicklungsvorgänge der Teleostier und Selachier mit der Entwicklung der Arthropoden, so ergibt sich folgendes: Die innige Verbindung des Parablastes und der nach dem ersten Entwicklungsmodus (intravitelline Sonderung) entstandenen Dotterzellen mit dem Dotter ist primär, beide sondern sich von den andern Bestandteilen des Embryos (bei den Fischen von der Keimscheibe, bei den Arthropoden von dem sogenannten Blastoderm) durch einen Delaminationsakt ab. Funktionell stimmen sie auch überein, indem sowohl der Periblast wie auch die Dotterzellen den Nahrungsdotter verarbeiten und nachher (die Dotterzellen in manchen Fällen teilweise) in Degeneration verfallen. Mit dem zweiten Entwicklungsmodus der Dotterzellen (Einwandern vom Keimstreif oder vom Blastoderm in den Dotter) bei den Arthropoden könnten wir bei den Fischen das Herabsinken der Blastomeren in den Parablast vergleichen, wobei sowohl dort in manchen Fällen, wie auch hier, dieser Vorgang räumlich von der Stelle, wo sich das Darmentoderm (Keimentoderm) entwickelt, gesondert ist. Verhalten sich nun die Dotterzellen und der Parablast, was ihre Genese und Funktion anbelangt, gleich, so liegt es nahe, ihnen denselben morphologischen Wert zuzuschreiben, welchen wir schon vorher für die Dotterzellen angegeben haben. Tatsächlich äußert sich eine Reihe von Forschern bezüglich dieser Frage ganz in demselben Sinne: Reinhard, welcher sich mit der Entwicklung von *Leuciscus* befaßt hat, kommt zur Überzeugung, daß der Parablast als ein auf besondere Weise umgebildeter Entoblast (Entoderm) zu deuten ist. Eine ganz ähnliche Annahme finden wir in der Arbeit Wilsons über die Entwicklung von *Serranus atrarius*, wo der Parablast auch dem Entoderm zugerechnet ist. Ziegler kommt auf Grund des Vergleiches der Amphibiengastrula (*Triton*) mit dem nämlichen Stadium der Selachier zu folgendem Schlusse: »Periblast und Dotterkugel entsprechen offenbar der Masse der dotterbeladenen großen Zellen, während das subblastocöle Entoderm, welches nachher das Dotterepithel bildet, den obersten Zellenlagen der Masse der Dotterzellen homolog gesetzt werden kann.« Obwohl ich mit dieser Homologisierung vielleicht nicht ganz übereinstimmen möchte, scheint doch daraus ganz unzweideutig hervorzugehen, daß Ziegler den Parablast auch als Entoderm auffaßt. Rabl, der in seiner Mesodermtheorie die Gastrulationsvorgänge aller Wirbeltiere miteinander vergleicht, äußert sich bezüglich der Elemente, die in eine innige Beziehung zum Dotter treten, folgendermassen: »Wir wissen, daß, wenn die Menge des Deutoplasmas eine geringe ist, wie beim *Amphioxus*, alle Zellen des Keimes ungefähr im gleichen Grade damit erfüllt sind; nimmt die Menge zu, . . . so erscheinen vorwiegend die Entodermzellen als Träger des Deutoplasmas und wenn . . . der Nahrungsdotter zu einer ungemein mächtigen Masse anwächst, so wird es dazu kommen können, daß nur ein Teil des Entoderms die Funktion beibehält Deutoplasmaträger zu sein. Wir haben hierin eine Art Arbeitsteilung zu erblicken, welche, wie ich glaube, das stetige Anwachsen des Nahrungsdotters mit sich bringen kann: Die Zellen, welche den Dotter enthalten, haben . . . die Pflicht, ihn zu verarbeiten und sie können daher nicht in derselben Weise, wie ihre Genossen, Anteil an dem Aufbau des Embryos nehmen. Es wird sich also diejenige Schicht des Entoderms, die dem Dotter direkt aufliegt, in einen gewissen Gegensatz zu dem übrigen Entoderm stellen, ein Gegensatz, der in einer mehr oder weniger scharfen Scheidung des Entoderms in ein embryonales und ein Dotterentoderm (entspricht unserm Keimentoderm) zum Ausdrucke kommen muß.« Da wir aber eben im Parablast eine Zellenschicht vor uns haben, die dem Dotter dicht anliegt, funktionell die Verarbeitung des Dotters bewirkt und dem Darmentoderm gegenüber nicht am Aufbau des Embryos beteiligt ist, so folgt daraus, den zitierten Erwägungen Rabls gemäß, den Parablast als Entoderm zu betrachten. Auch Keibel rechnet in seinem Sammelreferate bei den Fischen den Dotter dem Entoderm zu, woraus auch derselbe, vorher erwähnte Schluß zu ziehen ist. Und wirklich, wenn wir die Gastrula der Fische mit der Gastrula der Amphibien (*Triton*) vergleichen, so kann man wohl, wie mir scheint, nur zu dem einzigen Schluß kommen, daß der Parablast den am Boden der Gastralhöhle gelegenen entodermalen Macromeren gleichwertig ist, während die das Dach der Gastralhöhle aufbauenden Elemente dem Darmentoderm der Fische entsprechen. Denken wir uns das Darmentoderm der Fische vom Parablast abgehoben, so daß ein nach hinten offen stehender Spalt entsteht, so würde er wohl der Gastralhöhle der Amphibien gleichzusetzen sein. Alle vorher erwähnten Anschauungen und Gründe erlauben, wie mir scheint, zur genüge den Parablast der Fische dem Entoderm anzuschließen. Wir hätten somit bei den Selachiern und Teleostiern, ähnlich wie bei den Arthropoden ein vorübergehendes, am Aufbaue des Embryos nicht beteiligtes Dotterentoderm und ein darmbildendes Darmentoderm (bzw. Keimentoderm). Dasselbe würde wohl auch auf die Entwicklung der Myxinoiden bezogen werden können, die ebenfalls (Dean: *Bdellostoma*) einen Parablast aufweisen. Fassen wir nun die zweiphasige Gastrulation, wie wir sie bei den Arthropoden kennen gelernt haben, ins Gesicht, so zeigen die Gastrulationsvorgänge bei den Fischen eine gute Übereinstimmung mit der genannten Gastrulation der Arthropoden. Der Parablast, was schon vorher gesagt wurde, ist den nach dem ersten Entwicklungsmodus (intravitelline Sonderung) entstandenen Dotterzellen gleichzusetzen, die Abgabe von Blastomeren an die Keimscheibe, wäre mit dem Herauswandern der Dotterzellen an die Eioberfläche zu vergleichen, seine Sonderung, samt dem zuletzt erwähnten Vorgange, würde somit der ersten Gastrulationsphase der Arthropoden entsprechen, während die zweite Gastrulationsphase, die bei den Fischen zeitlich und räumlich von der ersten geschieden ist, in der Entwicklung des Darmentoderms gegeben wäre. Wir hätten somit ähnlich wie bei den Arthropoden auch bei den Fischen [Selachiern, Teleostiern und wahrscheinlich auch bei den Cyclostomata (Myxinoideae)], die zweiphasige Gastrulation vertreten, wobei sie auch manchen Ganoiden (*Amia*) nicht zu fehlen scheint.

Wie bekannt, hat schon vorher Lwoff auf eine Zweiphasigkeit der Gastrulation bei den Wirbeltieren hingewiesen, und als erste Phase die Entwicklung des Entoderms, als zweite die Differenzierung des Mesoderms und der Chordaanlage angesprochen. Seine Gastrulationsphasen entsprechen also den meinigen nicht, beide Anschauungen lassen sich aber ganz gut vereinigen. Halten wir nämlich an einer Reihe von unsern Angaben fest, wonach das Darmentoderm der Teleostier vom hinteren Rande der Keimscheibe — von der Deckschicht — seinen Ursprung nimmt, während sich die Anlagen der Chorda und des Mesoderms, was Reis bei einigen Species beobachtet hat, gesondert differenzieren, so würde meine zweite Gastrulationsphase der ersten Lwoffschen entsprechen, meine erste würde der ersten Lwoffschen vorangehen, die zweite Lwoffsche meiner zweiten folgen. Beide Anschauungen scheinen sich also garnicht im Wege zu stehen.

Wir gehen zur Entwicklung der Pyrosomen (Tunicata) über, die sich ähnlich wie bei den Teleostiern und Selachiern in einem dotterreichen Ei abspielt. Die Furchung ist hier discoidal, sämtliche Blastomeren liegen, an jungen Keimscheiben in einer Schicht und zeigen einen innigen, primären Zusammenhang mit dem Dotter, ganz so, wie der Parablast der Fische. Nachträglich sondern sich an älteren Stadien die in der Mitte der Keimscheibe gelegenen Blastomeren vom Dotter ab, während die am Rande gelagerten ihren Zusammenhang mit dem Dotter beibehalten und an die Randzellen lebhaft erinnern. Letztere, die Korotneff (1905) den allseitig begrenzten »Blastocyten« (Blastomeren) gegenüber als Merocyten bezeichnet, unterliegen wiederholten Teilungen, einige wandern tiefer in den Dotter hinein, die meisten aber bleiben an der Oberfläche des Dotters und entwickeln ein Syncytium, welches Korotneff direkt als Periblast bezeichnet. Bezüglich dieser Vorgänge äußert sich Korotneff folgendermaßen: »Hier wäre . . . am Platze die frappante Ähnlichkeit der ersten embryologischen Erscheinungen bei den Pyrosomen und Teleostiern in den Vordergrund zu stellen. In beiden Fällen ist die Furchung partiell (meroblastisch) und geht nach dem discoidalen Typus vor sich.» Einige Zeilen weiter: »Das Vorkommen eines Syncytiums, das . . . durch eine unvollständige Furchung der Blastomeren hervorgerufen wird, deutet vielleicht auf einen Ursprung von phylogenetisch höheren Formen hin.« Obwohl ich mich von diesen phylogenetischen Schlüssen zurückhalten möchte, scheint mir doch das Syncytium vollkommen dem Parablaste der Fische zu entsprechen, beide Gebilde stimmen, was ihre Genese, Topographie und Funktion anbelangt, fast vollkommen überein, denn auch das Syncytium der Pyrosomen ist in seiner Funktion nur auf die Verarbeitung des Dotters beschränkt und am Aufbau des Embryos nicht beteiligt. Erst nachträglich entsteht durch einen besonderen Gastrulationsakt das Darmentoderm, welches das Darmepithel aufbaut. Es liegen hier also die Verhältnisse ganz ähnlich, wie bei den Fischen und es scheint mir somit vollkommen möglich, einerseits das Dottersyncytium der Pyrosomen mit dem Parablaste der Fische und dem Dotterentoderm der Arthropoden zu vergleichen, anderseits die Entwicklung des Darmentoderms den nämlichen Vorgängen bei den genannten Tiergruppen gleichzusetzen. Wir haben somit auch bei den Pyrosomen ein Dotter- und Darmentoderm (Keimentoderm) zu unterscheiden, wobei die Entwicklung des ersten als erste, des zweiten als zweite Gastrulationsphase zu deuten ist.

Auch bei den Cephalopoden (*Loligo, Sepia*) finden wir bei älteren Embryonen eine Zellenschicht, die in der Literatur als Dotterepithel bekannt ist und deren Topographie dem Parablaste der Fische und Pyrosomen vollkommen entspricht, indem sie unter der Keimscheibe Platz greift und dem Dotter direkt aufliegt. Sie entwickelt sich aus den sogenannten Blastoconen (VIALLETON), die am Rande der Keimscheibe ringsherum gelegen sind und ihrer Lage nach den Randzellen der Teleostier gleich kommen. Erst nachträglich entwickelt sich aus ihnen durch Zellteilungen das genannte Dotterepithel, welches dem Dotter nicht nur im Bereiche der Keimscheibe aufliegt, sondern ihn während der weiteren Entwicklung allseitig umwächst. Funktionell verhält sich das Dotterepithel ähnlich wie der Parablast, indem es auch die Verarbeitung des Dotters bewirkt und zuletzt ohne einen Anteil am Aufbau der Organe zu nehmen, degeneriert. Das Darmepithel (Mitteldarm) wird von dem Darmentoderm gebildet, welches, wie dies TEICHMANN bei *Loligo* festgestellt hat, durch eine Wucherung am hinteren Rande der Keimscheibe entsteht und sich von hier dem Dotterepithel aufliegend, oral- und seitwärts verbreitet. Auch diese Vorgänge stimmen also gut mit der Entwicklung des Darmentoderms bei den Fischen überein. Angesichts der gleichen Genese, Topographie und Funktion des Dotterepithels der Cephalopoden einerseits und des Parablastes der Fische und Pyrosomen anderseits bleibt mir nichts mehr übrig, als wie beide Gebilde für gleichwertig anzusehen, und das Dotterepithel in Übereinstimmung mit manchen Forschern (VIALLETON, KORSCHELT), gegen TEICHMANN, als Entoderm und zwar als Dotterentoderm zu deuten. Wir hätten somit auch bei den Cephalopoden zweierlei Entoderm vorhanden: Dotterentoderm und Darmentoderm, wobei der Entwicklung eines jeden von ihnen eine besondere Gastrulationsphase entspricht. Beide Gastrulationsphasen der Cephalopoden scheinen weniger zeitlich, aber dafür räumlich (TEICHMANN) voneinander getrennt zu sein.

Bezüglich der phylogenetischen Entwicklung der zweiphasigen Gastrulation könnte wohl angenommen werden, daß sie im allgemeinen eine sekundäre Erscheinung ist. Sie ist wohl immer an die dotterreichen Tiereier gebunden, Dotterreichtum wird aber gewöhnlich als ein sekundär erworbenes Merkmal betrachtet, während Dotterarmut im großen und ganzen als ein primäres Verhalten (ausgenommen der in manchen Fällen durch sekundär erworbene

Viviparität verursachten Dotterarmut) gedeutet wird. Da nun aber die zweiphasige Gastrulation eben in dotterreichen Eiern vorkommt, liegt es nahe, den Dotter für ihr Auftreten verantwortlich zu machen und ihn gewissermaßen für die Ursache dieser Erscheinung anzusehen. Im Bereiche einzelner Tiertypen wäre ihre allmähliche Herausbildung anzunehmen. So könnten wir bei den Articulaten die Embolie mancher Anneliden als den primären Vorgang deuten, aus dem sich, durch allmähliche Dotteransammlung im Ei, Epibolie und hernach die zweiphasige Gastrulation der Arthropoden entwickelt hat, die, wie bekannt, auch schon bei manchen Anneliden auftritt (Amphitrite— Mead). Ähnliche Anschauungen hat schon vorher Rabl bezüglich der Wirbeltiergastrulation geäußert. Liegt es nun einerseits nahe im Bereiche eines Tiertypus eine phylogenetische Entwicklung der zweiphasigen Gastrulation anzunehmen, so müssen wir anderseits, wenn es sich um einen Vergleich der Entwicklungsvorgänge zweier Tiertypen, die in einer losen phylogenetischen Beziehung zueinander stehen, handelt (z. B. Wirbeltiere und Arthropoda), sie für eine konvergierende, in einem jeden dieser Typen selbständig entstandene Erscheinung ansehen.

Fassen wir nochmals kurz unsre Auseinandersetzungen zusammen, so kommen wir zu folgenden Schlüssen:

1) Die zweiphasige Gastrulation ist eine allgemeinere, in verschiedenen Tiertypen (Arthropoda; Mollusca — Cephalopoda; Tunicata — Pyrosoma; Vertebrata — Teleostia, Selachia, Cyclostomata) vertretene Erscheinung, die höchst wahrscheinlich durch den Dotterreichtum der Eier bewirkt wird. Charakterisiert ist sie dadurch, daß die Differenzierung des Entoderms nicht auf einmal zustande kommt, sondern auf zwei Entwicklungsvorgänge, die voneinander entweder zeitlich oder räumlich oder auch zeitlich und räumlich zugleich geschieden sind, verteilt ist.

2) Durch den ersten Entwicklungsvorgang (erste Gastrulationsphase) wird ausschließlich das Dotterentoderm angelegt, welches, wie schon sein Name besagt, einen innigen und primären Zusammenhang mit dem Dotter aufweist, seine Verflüssigung und Verarbeitung bewirkt und zuletzt, meistens ohne einen Anteil am Aufbau des Embryos zu nehmen, fast vollkommen degeneriert.

3) Durch den zweiten Entwicklungsvorgang (zweite Gastrulationsphase) kommt die Differenzierung des Keim-

entoderms zustande, welches größtenteils am Aufbau des Darmepithels beteiligt ist, in manchen Fällen das Mesoderm aus sich hervorgehen läßt, teilweise aber auch an das Dotterentoderm Zellen abgeben kann, die das Schicksal der letzteren teilen. Die perivitelline Sonderung mancher höher organisierten Arthropoden ist als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten, die sich auf die zweite Gastrulationsphase, wie sie uns bei den Onychophoren in ihrer primären Form vorliegt, zurückführen läßt.

4) Wir haben somit bei den genannten Tiergruppen nur mit einer teilweisen Degeneration eines Keimblattes — des Entoderms zu tun, die auch aus der Entwicklung anderer Tiere (Capitellidae, *Rana*, *Triton* u. a.) bekannt ist. Eine totale Degeneration des Entoderms, wie sie HEYMONS für die pterygoten Insekten angenommen hat, liegt, unsrer Ansicht nach, in der Entwicklung der Tiere nicht vor.

Meine Erwägungen könnten vielleicht den Eindruck erwecken, daß ich bestrebt war, die Mannigfaltigkeit der Tatsachen in starre, womöglich streng definierte Begriffe einzuzwängen. Davon bin ich aber weit entfernt — ich trachtete vielmehr, insoweit dies auf Grund unsers heutigen Wissens möglich war, das große, betreffende Tatsachenmaterial auf die in der vergleichenden Morphologie übliche Weise zu ordnen, um darauf eine bessere Übersicht zu gewinnen. Inwiefern dies geschehen ist, sei dem Leser zur Entscheidung übergeben.

Lemberg, im Juli 1911.

Literaturverzeichnis.

1. W. B. BAEHR, Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellf. Bd. III. 1909.
2. W. BERENT, Zur Kenntnis des Parablastes und der Keimblätterdifferenzierung im Ei der Knochenfische. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXX. 1896.
3. R. S. BERGH, Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. II. Drehung des Keimstreifens und die Stellung des Dorsalorgans bei Gammarus pulex. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. VII.
4. F. BRAEM, Was ist ein Keimblatt? Biolog. Centralblatt 1895.
5. G. BROOK, On the origin of the hypoblast in Pelagic-Teleostean ova. Quart. Journal of Micr. Sc. Vol. XXV. 1885.

6. N. CHOLODKOVSKY, Über die Bildung des Entoderms bei Blatta germanica. Zool. Anz. Bd. XI. 1888.
7. — Zur Embryologie von Blatta germanica. (Zool. Anz. Bd. XIII. 1890.
8. — Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta) germanica. Mem. et cet. St. Petersburg. T. XXXVIII. 1891.
9. B. DEAN, On the embryology of Bdellostoma Stouti. A general account of Myxinoid development from the egg and segmentation to hatching. Festschrift für CARL VON KUPFFER. Jena 1899.
10. R. EVANS, On the Malayan species of Onychophora. The development of Eoperipatus Weldoni. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XLV. 1902.
11. O. DICKEL, Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVII. 1904.
12. P. DEEGENER, Entwicklung d. Mundwerkzeuge und des Darmkanals bei Hydrophilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII. 1900.
13. H. EISIG, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitteilung. d. Zoolog. Station z. Neapel. Bd. XIII. 1899.
14. K. ESCHERICH, Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nov. Acta Ac. Leop. Carol. Bd. LXXVII. 1900.
15. — Das Insektenentoderm. Biolog. Centralblatt. Bd. XXI. 1901.
16. V. FAUSSEK, Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biolog. Centralblatt. Bd. XII. 1892.
17. A. GOETTE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. I. Der Keim des Forelleneies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.
18. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.
19. V. GRABER, Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. LVI. 1889.
20. — Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. LVII. 1890.
21. — Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. LVIII. 1891.
22. B. GRASSI, Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Acad. Gioenia Scienz. Nat. Catania. T. XVIII. 1884.
23. V. HAECKER, Die Entwicklung der Wintereier der Daphniden. Berichte d. naturforsch. Gesellsch. i. Freiburg i. B. Bd. VIII. 1894.
24. F. HEATHCOTE, The early development of Iulus. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXVI. 1886.
25. P. HEIDECKE, Untersuchungen über die ersten Embryonalstadien von Gammarus locusta. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXXVIII. 1904.
26. K. HEIDER, Über die Anlage der Keimblätter bei Hydrophilus piceus L. Abhandl. d. preuss. Akad. d. Wiss. 1885.
27. — Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zoolog. Centralblatt. Bd. IV. 1897.
28. L. F. HENNEGUY, Recherches sur le développement des poissons osseux. Journal de l'Anat. et de la Phys. T. XXIV. 1888.
29. O. HERTWIG, Die Lehre von den Keimblättern. (Handbuch d. Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere. Bd. I. 1906.
30. R. HERTWIG, Furchungsprozeß (ibidem).

31. R. Heymons. Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.
32. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1897.
33. — Über die Bildung und Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzungsber. d. Gesellsch. d. Nat. Freunde, Berlin 1897.
34. — Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitzungsber. d. preuß. Akad. Wiss. Berlin. Bd. XVIII. 1898.
35. — Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Bd. XIII. 1901—1902.
36. — Die Entwicklungsgeschichte von Machilis. Verhandl. d. deutsch. zoolog. Gesellsch. 1905.
37. — Eine Placenta bei einem Insekt (Hemimerus). Ibidem 1909.
38. — Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta Akad. Leopold. Carol. Bd. LXXIV. 1899.
39. J. Hirschler, Spostrzezenia nod rozwojem zarodkowym motyli. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepidopteren (Archiwum naukow. [polnisch] Lwoff) 1907. — Bull. de la Soc. polon. p. l'avanc. d. sc. [deutsch]. Lemberg 1907.
40. — Über die Entwicklung der Keimblätter und des Darmes bei Gastroidea viridula Deeg. Bull. de l'Acad. d. Sc. Cracovie 1909.
41. — Die Embryonalentwicklung von Donacia crassipes L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII. 1909.
42. — O dwóch roznych typach zarodkow w jednym gatunku. Studium embryologiczne i formalno-analityczne nad mszycami. (Über zwei Embryonentypen bei einer Art. Ein embryologisches und formalanalytisches Studium an Aphiden (polnisch). Festschrift f. Prof. J. Nusbaum. Lemberg 1911.
43. W. His, Über Zellen und Syncytienbildung. Abh. d. sächs. Akad. d. Wiss., Math.-Nat. Kl. Bd. XXIV. 1898.
44. C. K. Hoffman. Über den Ursprung und die Bedeutung der sogenannten freien Kerne in dem Nahrungsdotter bei den Knochenfischen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVI. 1888.
45. — Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1883.
46. W. Karawajew, K jembrionalnomu razwytiju Pyrrhocoris apterus L. (russisch). Izwiest. kiewsk. obszcz. estestroisp. 1893.
47. G. Kautzsch, Über die Entwicklung von Agelena labyrinthica. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. XXVIII. 1909.
48. F. Keibel, Die Gastrulation und die Keimblätterbildung der Wirbeltiere. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklg. Bd. X. 1901.
49. J. Kennel, Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwarsii Blanch. u. Peripatus torquatus n. sp. Arbeiten d. zoolog. zoot. Instit. Würzburg. Bd. VII u. VIII. 1885, 1888.
50. F. Kopsch, Die Entstehung des Dottersackentoblasts und die Furchung von Belone acus. (Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVIII. 1901.
51. — Art, Ort und Zeit der Entstehung des Dottersackentoblasts bei verschiedenen Knochenfischarten. Ibidem. Bd. XX. 1902.

52. A. KOROTNEFF, Die Embryologie d. Gryllotalpa. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1885.

53. — Zur Embryologie von Pyrosoma. Mitteil. d. zoolog. Station z. Neapel. Bd. XVII. 1905.

54. E. KORSCHELT, Zur Bildung des mittleren Keimblattes bei den Echinodermen. Nach Beobachtungen an Strongylocentrotus lividus Lam. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. III. 1888.

55. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Festschrift f. LEUCKART. Leipzig 1892.

56. E. KORSCHELT u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte d. wirbellosen Tiere. Jena 1892.

57. — Dasselbe (Neue Auflage). Jena 1910.

58. A. KOWALEWSKI, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mem. Acad. St.-Petersbourg. T. XVI. 1871.

59. M. KOWALEWSKI, Über die ersten Entwicklungsprozesse d. Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. 1886.

60. J. LEBEDINSKI, Einige Untersuchungen über die Entwicklung d. Seekrabben. Biol. Centralbl. Bd. X. 1890.

61. — Die Entwicklung der Daphnia aus dem Sommerei. Zool. Anz. Bd. XIV. 1891.

62. A. LÉCAILLON, Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomelides. Arch. de l'Anat. micr. 1898.

63. B. LWOFF, Die Bildung der primären Keimblätter und die Entwicklung d. Chorda u. d. Mesoderms der Wirbeltiere. Bull. de la Soc. d. Nat. Moscou 1894.

64. W. S. MARSHALL and P. H. DERNEHL, Contributions toward the Embryology and Anatomy of Polistes pallipes. (Hymenopteron. I. The Formation of the blastoderm and the first Arrangement of its Cells). Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXX. 1906.

65. P. MAYER, Über Ontogenie und Phylogenie d. Insekten. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. X. 1876.

66. A. D. MEAD, The early development of marine Annelids. Journ. of Morphology. Vol. XIII. 1897.

67. E. METSCHNIKOFF, Embryologie der doppelfüßigen Myriopoden (Chilognatha). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV. 1874.

68. — Embryologisches über Geophilus. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXV. 1875.

69. — Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XVI. 1866.

70. — Untersuchungen über die Embryologie der Hemipteren. (Ibidem.)

71. W. NOACK, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901.

72. J. NUSBAUM, Die Entwicklung der Keimblätter bei Melöe proscarabaeus. Biolog. Centralbl. Bd. VIII. 1888.

73. — Materialien zur Embryologie und Histogenie d. Isopoden. Abhandl. d. Akad. d. Wiss. Krakau. Bd. XXV. 1893.

74. J. NUSBAUM und B. FULINSKI, Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyllodromia (Blatta) germanica. Zool. Anz. Bd. XXX. 1906.

75. J. Nusbaum, Zur Entwicklungsgeschichte d. Darmdrüsenblattes von Gryllotalpa vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII. 1909.
76. S. Pereyaslawzewa et M. Rossijskaja-Koschewnikowa: Etude sur le developpement des Amphipodes. Bull. Soc. Naturel. Moscou. T. IV. 1890.
77. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XV. 1889.
78. W. Reinhard, Die Bedeutung des Periblastes und der Kupfferschen Blase in der Entwicklung der Knochenfische. Arch. f. mikr Anat. Bd. LII. 1898.
79. — Zur Frage über die amitotische Teilung der Zellen. Biolog. Centralbl. 1896.
80. K. Reis, Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Knochenfische. Bull. de l'Acad. Sc. Cracovie. 1910.
81. W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Zool. Jahrbücher. Bd. IV u. V. 1891, 1892.
82. P. Samassa, Studien über den Einfluß des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung d. primären Keimblätter der Wirbeltiere. III. Teleostier. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. III. 1896.
83. — Die Furchung der Wintereier der Cladoceren. Zool. Anz. Bd. XX. 1897.
84. M. Samter, Studien zur Entwicklungsgeschichte d. Leptodora hyalina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII. 1900.
85. F. Schwangart, Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. 1904.
86. — Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Biolog. Centralbl. Bd. XXV. 1905.
87. F. Schwartze, Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI. 1899.
88. A. Sedgwick, The development of the Cape species of Peripatus. Quart. Journ. of micr. Sc. 1885—1889.
89. O. Seeliger, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXIII. 1889.
90. S. Sheldon, On the development of Peripatus Novae Zelandiae. Quart. Journ. ol micr. Sc. 1888—1889.
91. N. M. Stevens, A study of the germ cells of Aphis rosae and Aphis oenotherae. Journal of exper. Zoolog. Vol. II. 1905.
92. K. Sulc, Pseudovitellus und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. Sitzungsber. d. Königl. böhm. Gesellsch. d. Wiss. Prag. 1910.
93. E. Teichmann, Die frühe Entwicklung der Cephalopoden. Verh. d. deutsch. Gesellsch. 1903.
94. G. W. Tannreuther, History of the germ cells and early embryology of certain Aphids. Zoolog. Jahrbücher, Abt. Anat. Bd. XXIV. 1907.
95. K. Toyama, Contribution to the Study of Silkworms. Bull. Colleg. of Agricultur Tokyo Imper. Univ. 1902.
96. H. Tschuproff, Über die Entwicklung d. Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anz. 1903.
97. H. Uzel, Studien über die Entwicklung d. apterygoten Insekten. Königgrätz 1898.

98. H. Uzel. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Campodea staphylinus Westw. Zool. Anz. Bd. XX. 1897.
99. L. Vialleton, Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche (Sepia officinalis). Annal. de sc. naturell. VII. Ser. Zoolog. Tom. VI. 1888.
100. H. Virchow, Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LIII. 1892.
101. A. Weismann, Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chirronomus spec., Musca vomitoria und Pulex canis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. 1863.
102. H. Wilson, The embryology of the Sea-Bass. (Bull. of the U. St. Fish. Commiss. Vol. IX. 1889.
103. L. Will, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. III. 1888.
104. — Zur Bildung des Eies und d. Blastoderms bei den viviparen Aphiden. Arbeiten d. zool.-zoot. Instituts Würzburg. 1883.
105. E. Witlaczil, Entwicklungsgeschichte d. Aphiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL. 1884.
106. — Zur Anatomie der Aphiden. Arbeiten d. zoolog. Instit. Wien. Bd. IV. 1882.
107. O. Zacharias, Neue Untersuchungen über die Entwicklung d. viviparen Aphiden. Zool. Anz. 1884.
108. H. E. Ziegler, Lehrbuch d. vergleichenden Entwicklungsgeschichte d. niederen Wirbeltiere. Jena 1902.
109. N. Zograw, Materialy k poznaniju jembrionalnago razwylija Geophilus ferrugineus L. K. i Geophilus proximus L. K. Izwiest. imp. obszcrestw. ljubytel. estestwozu. antrop. Moskwa. T. LIII. 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden unter dem Zeissschen Mikroskop bei Anwendung des Oc. 4 und Obj. hom. Immers. 1/12 mit Hilfe der Camera lucida gezeichnet. Die Buchstaben bezeichnen auf allen Figuren dasselbe. Die auf den Tafeln abgebildeten Schnittfragmente sind meistens auf den Textfiguren in Rechtecken eingeschlossen.

Buchstabenerklärung:

a, Ectoderm;
b, Entoderm;
c, Mesoderm;
d, Amnionhöhle;
e, Dotterzelle;
f, Gastralrinne;
g, sekundäres Entoderm;
h, Stomodäum;
i, Proctodäum;
k, Mitteldarmanlage;
l, Amnion;
m, Pseudovitellus;
n, Epineuralsinus;
p, Blutzellen;
r, Nervensystem;
s, Gonade;
t, Subösophagalkörper;
u, Stomodäalerweiterung.

Tafel XII.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Embryo, dessen Hinterende schon ziemlich weit in den Dotter, gegen den vorderen Eipol eingekeilt ist. Der Schnitt hat die hintere Region des Keimstreifens getroffen.

Fig. 2. Querschnitt durch einen Keimstreif auf der Höhe der Abdominalregion.

Fig. 3. Querschnitt durch einen Keimstreif auf der Höhe des zweiten Maxillarsegmentes.

Fig. 4. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen etwas jüngeren Keimstreif, als der auf Textfig. 1 abgebildete.

Fig. 5. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen etwas älteren Keimstreif.

Fig. 6. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen noch etwas älteren Keimstreif, der in seiner Entwicklung dem auf Textfig. 1 abgebildeten entspricht.

Fig. 7. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen Keimstreif kurz nach seiner Umrollung.

Fig. 8. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen Keimstreif, der seinem Alter nach dem auf Textfig. III abgebildeten entspricht.

Fig. 9. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen Keimstreif, der seinem Alter nach dem auf Textfig. IV abgebildeten entspricht.

Fig. 10. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen Keimstreif, der seinem Alter nach dem auf Textfig. II abgebildeten entspricht.

Fig. 11. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen Keimstreif, der seinem Alter nach dem auf Textfig. III abgebildeten entspricht.

Fig. 12. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen Keimstreif, der etwas älter als der auf Textfig. III abgebildete ist.

Tafel XIII.

Fig. 13. Querschnitt durch einen Keimstreif, bei maximaler Dorsalkrümmung, auf der Höhe der Thoracalregion.

Fig. 14. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen Keimsteif, der seinem Alter nach dem auf Textfig. V abgebildeten entspricht.

Fig. 15. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen vollkommen entwickelten Embryo.

Fig. 16. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen Embryo, der seinem Alter nach dem auf Textfig. VII abgebildeten entspricht.

Fig. 17. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen Keimstreif, der seinem Alter nach dem auf Textfig. II abgebildeten entspricht.

Histologische Studien über Insekten.

III. Über das sensible Nervensystem der Larven von Melolontha vulgaris.

Von

Alexius Zawarzin.

(Aus dem anat. histol. Laboratorium der Universität St. Petersburg.
Vorstand Prof. Dr. A. V. Dogiel.)

Mit 1 Figur im Text und Tafel XIV.

Die vorliegende Mitteilung ist das Resultat von Kontrollbeobachtungen, welche ich an Larven von Maikäfern bei der Untersuchung des sensiblen Nervensystems der *Aeschna*-Larven gemacht habe.

Genauere Literaturangaben über das sensible Nervensystem der Insekten, sowie die von mir angewandten Untersuchungsmethoden sind in der von mir veröffentlichten Arbeit über die *Aeschna*-Larven (8) angegeben, infolgedessen werde ich hier nur diejenigen Arbeiten in Betracht ziehen, welche unmittelbar die in dieser Arbeit niedergelegten Befunde berühren.

I. Kurze Literaturübersicht.

Im Jahre 1882 beschrieb Viallanes (7) bei Diptera ein subkutanes Nervengeflecht, das von multipolaren Zellen gebildet wird; es war ihm hierbei gelungen, diese Zellen durch die einfache Vergoldungsmethode darzustellen.

Rina Monti (1894, 4) hat zuerst das Verfahren der Methylenblaufärbung an Insekten angewandt, das ihr die Möglichkeit gab, bei Larven von Cerambycidae und Orthoptera ein subkutanes Nervengeflecht nachzuweisen. Genauer beschreibt sie dasselbe bei Cerambycidae, bei denen es von Fortsätzen uni-, bi- und multipolarer Zellen gebildet wird. Je ein Fortsatz einer derartigen Zelle dringt in ein zum Centrum verlaufendes Nervenstämmchen ein, während die übrigen Verzweigungen ein dichtes Geflecht bilden und augenscheinlich unterhalb des Hypoderma endigen. Leider sind die zur Illustration dieser Befunde beigegebenen Figuren nicht genügend deutlich, offenbar weil es R. MONTI nicht gelungen war Präparate zu erhalten, an denen nur die Nerven tingiert waren.

Dieselben Verhältnisse war es HOLMGREN (3) gelungen mit demselben Verfahren genauer zu studieren, jedoch an Schmetterlingsraupen, vorwiegend von *Sphinx ligustri.* Die centralen Fortsätze der Zellen, die auch hier ein subkutanes Geflecht bilden, dringen in die zu den Ganglien verlaufenden Nervenstämmchen ein, während die peripheren Fortsätze sich stark verzweigen und mit ihren feinsten Verzweigungen untereinander anastomosieren (Kontinuität), wobei sie unter den Hypodermazellen ein Netz bilden.

Außer diesen Zellen beschreibt HOLMGREN noch gewöhnliche bipolare sensible Zellen mit unverzweigten Fortsätzen, die vorwiegend die Härchen innervieren und mit den Zellen des subkutanen Geflechtes nicht zusammenhängen.

In demselben Jahre veröffentlichte VOM RATH (6) seine Untersuchungsresultate über das sensible Nervensystem einer Reihe von Insekten[1]; hierbei hatte er sich hauptsächlich des GOLGI-Verfahrens, jedoch auch der Methylenblaumethode bedient. VOM RATH gibt bereits ein andres Bild der sensiblen Peripherie der Insekten als R. MONTI und HOLMGREN. Bei sämtlichen untersuchten Insekten findet er nur bipolare receptorische Zellen. Einem jeden sensiblen Härchen entspricht eine derartige Zelle, deren peripherer Fortsatz in den Hohlraum des Härchens sich erstreckt und in demselben an der Spitze des Härchens endet. Andre sensible Elemente hat dieser Forscher nicht gefunden.

Dieselben Resultate erzielte mit Hilfe desselben Verfahrens auch DUBOSCQ (1898, 2) bei den Forficulidae. DUBOSCQ nimmt jedoch an, daß der periphere Fortsatz nicht in den Hohlraum des Härchens eindringt, sondern an dessen Basis endigt. Außerdem stellt er bei den Insekten die Anwesenheit von Zellen in Abrede, welche das subkutane Geflecht bilden und ist der Ansicht, daß das von HOLMGREN und R. MONTI beschriebene Geflecht bindegewebiger Natur ist.

Mir ist es gelungen (1912, 8), das sensible Nervensystem der *Aeschna*-Larven recht vollständig mit Hilfe der Methylenblaumethode zu studieren. Ihrem Bau nach nähert sich dieses System dem Typus, welchen vom Rath und Duboscq beschrieben haben, d. h. jedem sensiblen Organe (Härchen usw.) entspricht fast immer eine einzige, einfache, bipolare, receptorische Zelle, welche dieses Organ durch ihren peripheren Fortsatz innerviert.

---

[1] VOM RATH untersuchte die Antennen und die Palpen verschiedener Vertreter von Orthoptera, Diptera und Hymenoptera.

Außer diesen Zellen sind unterhalb einiger Abschnitte der Hautdecke noch andre Zellen gelegen, welche ich als Zellen des II. Typus zu bezeichnen vorschlug. Diese Zellen werden stets an bestimmten Stellen (vorwiegend auf den Gelenken) und fast stets in bestimmter Zahl angetroffen. Ihrer Gestalt nach sind sie recht mannigfaltig (bipolar oder multipolar). Ein Fortsatz derselben (der centrale) dringt in das zum Ganglion ziehende Nervenstämmchen ein, während die andern, stark verzweigten, varicöse baumförmige Endigungen zwischen den Hypodermazellen, hauptsächlich der Gelenkmembranen, bilden. Die Zellen des II. Typus habe ich mit den Zellen verglichen, welche das subkutane Geflecht bei den Cerambycidae (R. Monti) und den Raupen (Holmgren) bilden. Da diese letzteren mein besonderes Interesse erweckten, so beschloß ich, dieselben selber zu studieren. Zu diesem Zweck habe ich eine Form gewählt, die der von R. Monti untersuchten nahe steht, nämlich die Larven vom Maikäfer (*Melolontha vulgaris*).

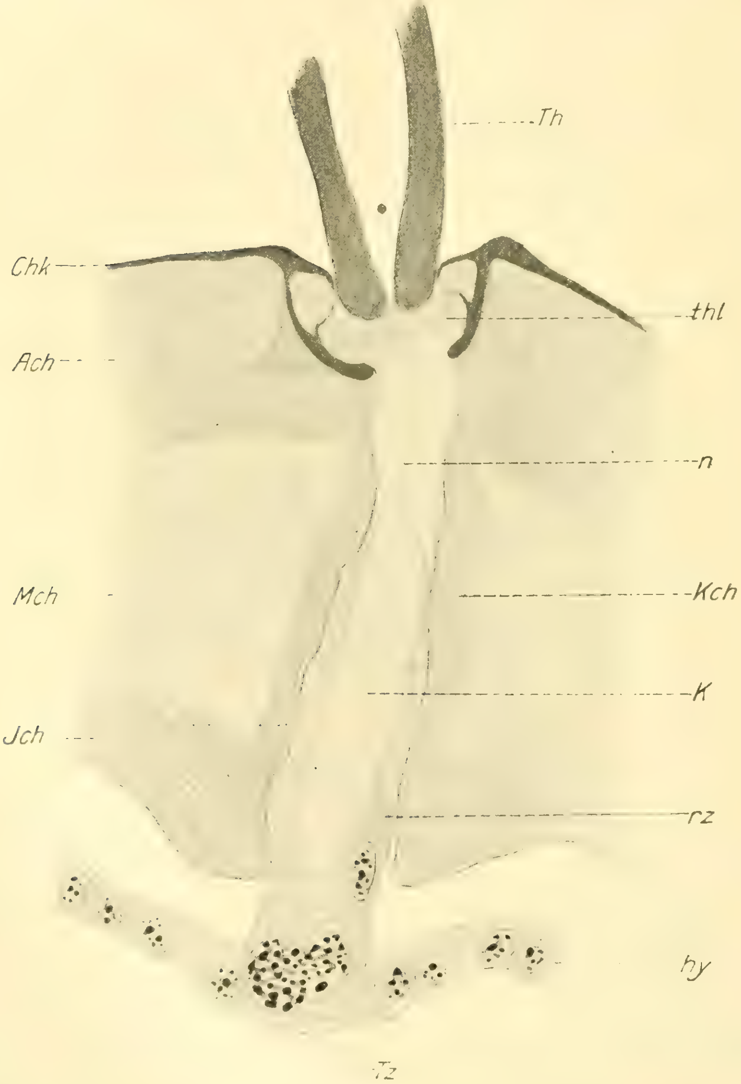
Wie zu erwarten war, so fand ich hier ein gleiches Hautgeflecht; in den Einzelheiten des Baues desselben habe ich jedoch einige neue Befunde feststellen können, deren Schilderung den Gegenstand vorliegender Arbeit darstellt.

II. Eigene Beobachtungen.

Auf den ersten Blick erscheinen die Maikäferlarven ein noch günstigeres Objekt für die Methylenblaufärbung zu sein als sogar die *Aeschna*-Larven. Sie sind genügend groß; ihr Körper ist fast durchweg von weichem und dabei noch fast farblosem Chitin bedeckt, so daß hier sämtliche günstige Bedingungen für eine rasche Präparation, sowie eine Untersuchung des sensiblen peripheren Nervensystems auf Totalpräparaten gegeben sind. Leider sind die Maikäferlarven für eine Färbung mit Methylenblau nicht besonders empfänglich. Es ist nämlich sehr schwer, bei ihnen die Färbung der Nervenelemente allein zu erhalten; mit diesen werden gewöhnlich auch dicke bindegewebige Zellmembranen sowie die trachealen Endzellen gefärbt.

Nur in ausnehmend günstigen Fällen gelingt es vollkommen klare Bilder zu erhalten. Von 200 Larven, die mir zu Gebote standen, habe ich nur an 15—20 gute Präparate erhalten. Infolge dieser ungünstigen

Verhältnisse habe ich das sensible Nervensystem bei den Maikäferlarven nur in den Hautdecken des Körpers untersuchen können;



Textfig. 1.

Querschnitt durch die Hautdecke einer Maikäferlarve. Fixiert in HERMANNscher Mischung, gefärbt mit Safranin und Lichtgrün. Vergr. 650/1. *Th*, Härchen; *n*, peripherer Fortsatz einer Zelle vom I. Typus; *rz*, Zelle vom I. Typus; *Kch*, eine kompaktere Chitinschicht, die die Wand des zum Härchen führenden Kanals bildet; *hy*, Hypoderma; *K*, Kanal; *Chk*, Cuticula; *Ach*, äußeres Chitin; *Mch*, mittleres Chitin; *Jch*, inneres Chitin; *thl*, Ligament des Härchens; *Tz*, trichogene Zelle.

hinsichtlich der auf den Extremitäten gelegenen Sinnesorgane kann ich nur angeben, daß der Nervenapparat derselben nach demselben allgemeinen Prinzip aufgebaut ist, wie in den Hautdecken des Körpers.

Bevor ich zur Beschreibung des Nervensystems übergehe, ist es erforderlich, den Bau der Hautdecken sowie der in ihnen gelegenen Sinnesorgane in Betracht zu ziehen.

Die Chitindecke der Maikäferlarven ist sehr dick, jedoch vollkommen farblos; auf ihrer Oberfläche wird eine sehr dünne, leicht gefärbte Cuticularschicht abgeschieden (vgl. *Chk* Textfig. 1). Unter dem Chitin ist ein aus recht großen, vollkommen pigmentfreien Zellen bestehendes Hypoderma (*hy*) gelegen.

In der ganzen Ausdehnung der Decken sind zunächst Tasthaare verstreut. In den verschiedenen Gebieten der Decke haben dieselben eine verschiedene Form, sind bald fadenförmig, bald spießförmig, bald dornförmig. Alle Härchen sind relativ dick und lang (besonders die fadenförmigen) und weisen eine mehr oder weniger intensive Braunfärbung auf. Jedes Härchen enthält einen recht geräumigen Hohlraum, der an der Basis des ersteren in einen schmalen Kanal übergeht (Textfig. 1).

Mit seiner leicht verbreiterten Basis sitzt jedes Härchen in einem Grübchen auf der Oberfläche der Chitindecke, in welche es durch besondere Bänder (*thl*) befestigt ist. Das Grübchen selber ist von der allgemeinen farblosen Masse der Chitindecke durch eine besondere zweischichtige Membran abgegrenzt. Die innere Schicht dieser Membran besteht aus braungefärbtem, die äußere aus farblosem, jedoch sehr kompaktem und stark lichtbrechendem Chitin.

Im Grunde des Grübchens ist eine Öffnung vorhanden, welche in einen verhältnismäßig breiten, die Dicke der Chitindecke durchsetzenden Kanal führt. Dieser Kanal weist an den Härchen von verschiedener Form einen verschiedenen Durchmesser auf. Am breitesten ist er bei langen, fadenförmigen oder spießförmigen Härchen. Die Wand der Kanäle besteht aus dichterem Chitin (Textfig. 1 *Kch*), dessen Schichtung mit der Längsachse des Kanals zusammenfällt. Längs der Innenwand des Kanals sind einige flache den Hohlraum desselben auskleidende Zellen gelegen. Von unten ist er teilweise von einer trichogenen Zelle (*Tz*) mit einem großen Kern, die bereits im Hypoderma (*hy*) liegt, verschlossen. Außer Härchen werden auf der ganzen Körperoberfläche der Maikäferlarven noch zahlreiche »Porenkanäle« (Taf. XIV, Fig. 6 *pk*) angetroffen.

Dieselben sind ebenso gebaut wie die Härchen, natürlich mit dem Unterschiede, daß hier das Härchen selber fehlt; dasselbe wird durch eine dünne Chitinmembran, welche die äußere Öffnung des Grübchens verschließt, ersetzt. Der durch das Chitin zu letzterem führende Kanal ist außerdem beträchtlich enger als derselbe bei den Härchen.

Das sensible periphere Nervensystem der Maikäferlarven ist durchaus anders gebaut, als bei einigen Orthoptera, Hymenoptera und Diptera (vom Rath, 6), bei den Forficuliden (Duboscq, 2) und den Aeschnalarven (Zawarzin, 8). Bei den ersteren werden ebenso wie bei den Larven von Cerambycidae (R. Monti, 4) und bei Raupen (Holmgren, 3) nicht nur spezielle sensible Organe (Härchen u. dergl.), sondern auch die ganze Haut innerviert. Unmittelbar unterhalb des Hypoderma ist bei den Maikäferlarven ein kontinuierliches Nervengeflecht angeordnet, welches sich über die gesamte Körperoberfläche erstreckt und sich auf die Körperanhänge ausbreitet.

Bei schwacher Vergrößerung erscheint dieses Geflecht als ein mehr oder weniger breitmaschiges Netz (Fig. 1 u. 2, Taf. XIV), dessen Maschen von relativ wenigen varicösen Nervenfasern gebildet werden; außer diesen gehen in den Bestand des Geflechtes noch andere, äußerst feine und stark variköse Fasern ein (Fig. 2, Taf. XIV *ev*), die ein dichteres Netz bilden. Im Geflecht sind auch Nervenzellen und mehr oder weniger dicke Nervenstämmchen enthalten. Stark entwickelt ist das Geflecht in den mittleren Körperabschnitten der Larve (besonders auf der Rückenseite), bedeutend schwächer ist es in den Decken des Hinterendes. —

Die in den Bestand des Geflechtes eingehenden Zellen weisen eine mannigfaltige Form auf. In der Mehrzahl der Fälle sind sie bipolar (Fig. 1, 2, 3, Taf. XIV Z'_2); es werden jedoch auch tripolare (Fig. 1 z''_2) und multipolare (Fig. 1 z'''_2) angetroffen.

Unipolare Zellen, wie sie R. Monti bei den Larven von Cerambycidae gefunden hat, habe ich nicht gesehen; mir scheint es, daß bei den von R. Monti als unipolar beschriebenen Zellen der eine Fortsatz ungefärbt geblieben war und daß dieselben tatsächlich bipolar sind.

Je ein Fortsatz der Zellen im Geflecht ist sehr dünn, nicht varikös, oder nur in sehr geringem Grade varikös. Derselbe verzweigt sich niemals und tritt in ein Nervenstämmchen ein, welches zum Centrum verläuft (Fig. 1, Taf. XIV *zf* u. Fig. 2 *zs*). Da die Zellen längs der ganzen Oberfläche des Körpers recht gleichmäßig verstreut sind, so bilden ihre centralen Fortsätze und die von denselben gebildeten Nervenstämmchen gleichsam ein weitmaschiges Netz, in welchem es bisweilen schwer fällt (besonders in den peripheren Teilen) die allgemeine centripetale Richtung der Fasern festzustellen. Diese Schwierigkeit wird noch dadurch gesteigert, daß die centralen Fortsätze häufig schlecht gefärbt sind. Die übrigen (peripheren) Fortsätze der Zellen des Geflechtes verzweigen sich reichlich und bilden mit ihren Verzweigungen das Grundnetz des Geflechtes. Auch diese Fortsätze sind relativ schwach varikös, erstrecken sich jedoch sehr weit. Fast sämtliche peripheren Fortsätze der auf den Fig. 1 u. 2, Taf. XIV, abgebildeten Zellen treten weit aus dem Bereiche der Zeichnung heraus; diejenigen der Fig. 2 bilden bei derselben gleichsam ein Nervenstämmchen, welches sich beträchtlich weit erstreckt und darauf abermals in Geflechtsfasern zerfällt. Hierbei kommen die Fortsätze verschiedener Zellen in dermaßen enge Berührung miteinander, daß es scheint, als verschmelzen sie miteinander. Nur auf sehr guten Präparaten, auf denen jede Faser vollkommen deutlich hervortritt, kann bei starken Vergrößerungen wahrgenommen werden, daß die Fortsätze nur dicht aneinandergelegen sind. Dieses Verhalten illustriert die Fig. 4, der Taf. XIV, welche bei starker Vergrößerung eine Masche des Geflechtes darstellt.

Dasselbe Verhalten lassen auch die Fig. 1 und 2 erkennen; infolge des kleinen Maßstabes der Zeichnungen ist es mir jedoch leider nicht gelungen dasselbe vollkommen distinkt wiederzugeben.

Breite plasmatische Verbindungen benachbarter Zellen habe ich ein oder zweimal beobachtet.

Sämtliche Verzweigungen der peripheren Fortsätze gehen schließlich in feinste variköse (die Varikositäten sind hier kugelförmig) Ästchen (Fig. 1, 2, 4 der Taf. XIV *ev*) über. Ebensolche Ästchen entspringen auch von den peripheren Fortsätzen in der Gesamtausdehnung derselben. Diese varikösen Ästchen verzweigen sich ihrerseits und bilden den dichtesten Anteil des Geflechtes, welcher unmittelbar unterhalb des Hypoderma gelegen ist und die Zellen desselben umflicht (Fig. 1, 2, 4 *ev*). Derartige reine Bilder, wie sie auf den Fig. 1, 2 und 4 dargestellt sind, habe ich durchaus nicht immer erhalten. In dem Geflechte sind nämlich die dickeren Maschen, die Stämmchen der centralen Fortsätze der Zellen sowie diese letzteren stets von recht dicken bindegewebigen Hüllen umgeben (*bh* Fig. 1, Taf. XIV), die sich mit Methylenblau sehr intensiv färben. Sind nun diese Hüllen gefärbt, so gelingt es nicht mehr die einzelnen Fasern des Geflechtes zu unterscheiden; das Geflecht erhält ein vollkommen andres Aussehen: es erscheint aus großen multipolaren Zellen zusammengesetzt, die sich mit ihren dicken Fortsätzen zu einem weitmaschigen kontinuierlichen Netze vereinigen, von welchem feine variköse Endästchen abgehen. Derartige Bilder können den Forscher leicht irreleiten und haben es auch vielleicht schon getan. Nach den Zeichnungen von R. Monti war ein Teil der Hüllen gefärbt, deswegen hat er sie auch wahrscheinlich als unipolare Zellen beschrieben, die tatsächlich bipolar sind. Möglicherweise erklärt sich auch die von Holmgren (3) gesehene Kontinuität in dem subkutanen Geflecht der Raupen teilweise durch das erwähnte Verhalten[1].

An den Kanälen, welche zu den sensiblen Organen (Härchen und Porenkanälen, vgl. oben) führen, wird das subkutane Geflecht nicht unterbrochen, sondern erstreckt sich in dieselben und kleidet deren Wände aus, gleichsam ein Futteral bildend. Zwei derartige Geflechte in den Kanälen sind auf Fig. 3 und 7 der Taf. XIV (*kp*) abgebildet. Diese Figuren ergeben (besonders in Fig. 7, auf welcher die Färbung vollständiger ist), daß in den Kanälen das Geflecht dichter und ärmer an Endverzweigungen wird, wobei es jedoch seinen allgemeinen Charakter beibehält. Niemals werden jedoch hier Zellen angetroffen. Im centralen Teil des Kanals liegt gewöhnlich eine einfache bipolare sensible Zelle vom gewöhnlichen Typus mit unverzweigten Fortsätzen (Fig. 3, Taf. XIV *z'*). Ihr peripherer Fortsatz tritt an die Basis des Härchens heran (Textfig. 1 *n*; Fig. 5, Taf. XIV) oder an die den Porenkanal verschließende Membran (Fig. 6, Taf. XIV) und endigt hier mit einer kleinen Verdickung.

Wie bei den Aeschnalarven so habe ich auch hier keinmal wahrnehmen können, daß der Fortsatz in den Hohlraum des Haares eindringt. Für die starken Haare, welche die Haut der Maikäferlarve bedecken, wage ich es jedoch nicht, diese Behauptung stricte aufrecht zu erhalten.

Der zweite (centrale) Fortsatz der receptorischen Zelle tritt in eines von den centralwärts verlaufenden Nervenstämmchen ein.

Die beschriebenen Zellen liegen nicht immer im Hohlraum des Kanals, sondern bisweilen auch im Hypoderm und sogar unterhalb desselben im Geflecht, wobei in den Kanal nur der periphere Fortsatz eindringt. Bisweilen habe ich auch, freilich selten, an einem Härchen zwei Zellen angetroffen.

---

[1] Leider habe ich von diesen Untersuchungen Holmgrens nur eine Vorstellung aus seiner Abhandlung im Anatomischen Anzeiger (3), während mir seine Hauptarbeit nicht zur Verfügung stand.

Es ist recht schwierig ein volles Bild der Innervation der sensiblen Organe zu erhalten, da die verschiedenen Abschnitte des sensiblen Nervensystems der Maikäferlarven nicht gleichzeitig gefärbt werden. Zunächst erscheinen bei der Tinktion die feinsten Verzweigungen (darunter auch die Geflechte in den Kanälen) der Zellen des Grundgeflechtes und erst darauf die Zellen selber mit ihren centralen Fortsätzen. Zu dieser Zeit beginnt jedoch bereits eine Entfärbung der feinsten Verzweigungen. Sind schließlich die receptorischen Zellen der sensiblen Organe gefärbt, so sind von den Geflechten in den Kanälen nur Spuren nachgeblieben, während in dem subkutanen Geflecht bereits die Hüllen gefärbt erscheinen, infolgedessen dasselbe einer Untersuchung wenig zugänglich ist. Aus diesem Grunde sah ich mich genötigt, die Innervation der sensiblen Organe durch 4 Figuren (3, 5, 6, 7 der Taf. XIV) zu illustrieren. Nur eine derselben (Fig. 3) zeigt sämtliche beschriebenen Elemente, doch ist das Geflecht in dem Kanale (*k.p*) bereits teilweise entfärbt, während die receptorische Zelle (*z'*) noch bei weitem nicht vollständig tingiert ist. Ich hielt es daher für erforderlich, noch die Fig. 7, welche das Geflecht darstellt und die Fig. 5 und 6, auf welchen das Verhalten der receptorischen Zellen sichtbar sind hinzuzufügen.

Derart ist der Bau des peripheren sensiblen Nervensystems auf der Körperoberfläche. Die Nerven auf den Extremitäten waren auf meinen Präparaten nicht genügend vollständig gefärbt (sie waren nur an den dem Körper angrenzenden Teilen tingiert). Die erhaltenen Präparate erweisen jedoch, daß auch auf den Extremitäten das sensible Nervensystem denselben Charakter beibehält wie in den Hautdecken.

III. Schlußbetrachtungen.

Das sensible periphere Nervensystem der Maikäferlarve wird somit von Zellen zweierlei Typen gebildet. Die einen Zellen bilden ein kontinuierliches subkutanes Geflecht und sind mit dem centralen Nervensystem verbunden, die andern sind gewöhnliche receptorische Zellen, welche die sensiblen Organe innervieren. Letztere Zellen sind stark verbreitet und sind bei vielen wirbellosen Tieren, von den Arthropoden bei Crustaceen, Arachnoideen, Myriapoden und Insekten beschrieben worden.

Nach der Ansicht von Duboscq (2) und vom Rath (6) wird das sensible System der Insekten nur von diesen Zellen gebildet. Bei den Aeschnalarven, bei denen das sensible Nervensystem den Typus aufweist, welchen die ebenerwähnten Forscher beschreiben, d. h. fast ausschließlich aus receptorischen Zellen besteht, habe ich neben letzteren noch andre Zellen gefunden, welche die Gelenkmembranen sowie einige andre Körperstellen innervieren, und ihrem morphologischen Charakter nach den Zellen nahe kommen, welche bei den Maikäferlarven das subkutane Geflecht bilden.

Ich bin der Ansicht, daß Zellen dieses Typus auch bei andern Insekten vorhanden sind, und auch bei denen, welche vom Rath (6) und Duboscq (2) untersucht haben, wobei sie von den Forschern nur deswegen nicht erwähnt werden, weil sie Körperteile untersucht hatten, in denen diese Zellen nicht angetroffen werden. Ich bin daher der Meinung, daß Zellen auch dieses Typus bei Insekten, wie überhaupt bei den Arthropoden ebensoweit verbreitet sind wie die gewöhnlichen receptorischen Zellen. Dieses beweisen die von mir in vorliegender Abhandlung bestätigten Untersuchungen von R. Monti (4) und E. Holmgren (3) sowie die Untersuchungen von Nusbaum und Schreiber (5), welche ein ausgiebiges subkutanes Geflecht, das von analogen Zellen gebildet wird, beim Flußkrebs beschreiben.

Ihrem Verhalten zum Centralnervensystem nach sind diese Zellen den receptorischen Zellen vollkommen gleichwertig; ich sehe daher nicht den Grund ein dieselben, wie es Holmgren tut in ein besonderes System auszuscheiden.

In Berücksichtigung der Terminologie scheint es mir einfacher die gewöhnlichen receptorischen Zellen — als Zellen des I. Typus und die Zellen mit verzweigten peripheren Fortsätzen als Zellen des II. Typus zu bezeichnen. Das sensible Nervensystem wird nur sein Aussehen ändern je nach der geringeren oder größeren Entwicklung einer der erwähnten Zellenarten. In dieser Hinsicht stellen sich folgende zwei extreme Fälle dar: einerseits die Insekten, die von vom Rath untersuchten Forficuliden und die Aeschnalarven, bei denen das sensible Nervensystem fast ausschließlich aus Zellen des I. Typus besteht, andererseits die Larven von Cerambycidae, Schmetterlingsraupen und die Maikäferlarven, bei denen im peripheren sensiblen System besonders stark die ein ausgiebiges subkutanes Geflecht bildenden Zellen des II. Typus entwickelt sind, während die Zellen des I. Typus den zweiten Platz einnehmen.

Zum Schlusse spreche ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. A. S. Dogiel meinen aufrichtigen Dank aus, für die vielfachen Ratschläge, welche mir während meiner Arbeit durch ihn zuteil wurden; meinen innigen Dank bitte ich auch Herren Prof.

N. A. Cholodkowsky und Herrn Dr. J. A. Filiptschenko entgegen zu nehmen, dank deren liebenswürdigem Entgegenkommen mir eine große Anzahl von lebenden Maikäferlarven zur Verfügung standen, welche mir als Material für die vorliegende Arbeit dienten.

St. Petersburg, September 1911.

Literaturverzeichnis.

1. A. Berlese, Gli Insetti. 1909.
2. O. Duboscq, Sur le système nerveux sensitif des Tracheates (Orthoptères, Chilopodes). Arch. zool. exp. et gén. Sér. III. T. V. 1898.
3. E. Holmgren, Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. Anat. Anz. Bd. XII. 1896.
4. Rina Monti, Ricerche microscopiche sul sistema nervoso degli insetti. Bolletino Scientifico. Pavia. Anno XV. Nr. 4; Anno XVI, Nr. 1. 1893—1894
5. Nussbaum und Schreiber, Beiträge zur Kenntnis des peripherischen Nervensystems bei den Crustaceen. Biolog. Ctbl. 1897.
6. vom Rath, O. Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.
7. Viallanes, Recherches sur l'histologie des Insectes ect. Ann. Sc. nat. 6me Sér. Tome XIV. 1882.
8. A. Zawarzin, Histologische Studien über Insekten. II. Das sensible Nervensystem der Aeschnalarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind Präparaten von Maikäferlarven entnommen, die mit Methylenblau gefärbt und in molybdänsaurem Ammonium fixiert worden waren.

Fig. 1. Teil des subkutanen Geflechtes des Abdomens. Das Geflecht ist von Zellen des II. Typus (Z_2, Z'_2, Z''_2) gebildet. Die centralen Fortsätze desselben (*zf*) sammeln sich in Stämmchen, welche von einer Bindegewebshülle umgeben sind (*bh*). Die Dendriten der Zellen bilden Geflechte und endigen mit ihren Endverzweigungen (*ev*) zwischen den Zellen des Hypodermas. Vergr. 198/1.

Fig. 2. Teil eines gleichen Geflechtes wie auf Fig. 1, auf welchem jedoch die Endverzweigungen (*ev*) der peripheren Fortsätze der Zellen vom II. Typus (z_2) besser sichtbar sind. *zs*, Nervenstämmchen von den centralen Fortsätzen derselben gebildet. *ds*, Stämmchen peripherer Fortsätze. Vergr. 198/1.

Fig. 3. Innervation eines sensiblen Härchens von der Rückenfläche eines Abdominalsegmentes. *th*, Härchen; *np*, subkutanes Geflecht, gebildet von Zellen des II. Typus (z_2); *kp*, Teil dieses Geflechtes, welcher in einen breiten, zum Härchen führenden Kanal in der Chitindecke eindringt. z_1, Zelle des I. Typus in dem Kanal; *zf*, deren centraler Fortsatz. Vergr. 285/1.

Fig. 4. Teil des subkutanen Geflechtes bei stärkerer Vergrößerung. *pfn*, Netz, gebildet von den Verzweigungen peripherer Fortsätze von Zellen des II. Typus *ev*, deren Endäste, welche zwischen den Hypodermazellen endigen. Vergr. 740/1.

Fig. 5. Endigung eines peripheren Fortsatzes einer Zelle vom I. Typus (z_1) an einem Härchen (*th*). Das Geflecht ist ungefärbt. Vergr. 500/1.

Fig. 6. Endigung eines peripheren Fortsatzes einer Zelle vom I. Typus in einem »Membrankanal« (*pk*). Das Geflecht im Kanal ist ungefärbt. Vergr. 500/1.

Fig. 7. Geflecht in einem zum Härchen führenden Kanal. *th*, Härchen; *np*, allgemeines subkutanes Geflecht; *kp*, Teil desselben im Kanal; *zf*, ein kaum gefärbter centraler Fortsatz einer Zelle vom I. Typus. Vergr. 500/1.

Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie der Haftscheiben von Dytiscus marginalis L.

Von

Hans Blunck.

(Aus dem zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 11 Figuren im Text.

Klammerapparate als sekundäre Geschlechtscharaktere sind unter den Coleopteren außerordentlich weit verbreitet. Nur bei wenigen großen Gruppen, wie z. B. den Lamellicorniern, beschränkt sich die Verankerung der Geschlechter auf ein Anklammern mit Hilfe der dann besonders gut ausgebildeten Krallen. In der Regel gesellen sich diesen specifische, auf das männliche Geschlecht beschränkte und in der Erscheinungsform sehr wechselnde Haftorgane an der Fußsohle der Vorder- und Mittelbeine hinzu. Derartige Apparate wurden bei allen Adephagen aber auch bei den meisten Polyphagen aufgefunden und von CAMERANO (1879)[1] und SIMMERMACHER (1884) bereits zum Gegenstand vergleichend morphologischer Untersuchungen gemacht. Bei den wasserlebenden Formen erreichen sie einen besonders hohen Grad der Ausbildung und treten speziell bei den Dytisciden in einem überraschenden Formenreichtum auf. Man hat diese Erscheinung wohl nicht mit Unrecht dadurch zu erklären versucht, daß die ♂♂ in dem flüssigen Element mehr als in der Luft der Gefahr des Abgleitens vom glatten Rücken des ♀ ausgesetzt sind, dem durch eine bessere Ausgestaltung des Haftmechanismus entgegengearbeitet wird. Beim Gelbrand nehmen die Haftorgane die höchste überhaupt erreichte Stufe ein.

Historisches. Durch ihre auffallende Gestalt haben die Haftscheiben von jeher das Interesse der Autoren gefesselt und Anregung zu einer ganzen Reihe von Aufsätzen über ihre anatomische und physiologische Natur gegeben. Den naiven Betrachtungen Frischs (1721, VIII, S. 33—34) und Rösels (1749 Wasserins, I. Cl., S. 7—8) über die »wunderbare Knie-Scheibe des großen schwarzen Wasser-Käfers mit dem gelben Saum« und der »merkwürdigen Anekdote« Gözes (1775, S. 99) von den »Schüsselchen an den Vorderfüßen« des Gelbrands folgten die mehr kritischen Untersuchungen Degeers (1774, S. 393—394), der wesentlich die Kenntnis der groben Morphologie der Patellen an den Vorderbeinen fördert und die Haftapparate der Mittelbeine entdeckt. An dem Studium der Anatomie versuchten sich die Engländer West (1861, S. 412—413 und pl. XLII, fig. 33—38) und Lowne (1871, S. 267—271). Beider Arbeiten, besonders die letzte, bringen wertvolle Aufschlüsse und verdienen die Vernachlässigung seitens aller jüngeren Autoren nicht. Die Kenntnis der dort mitgeteilten Beobachtungen würde manchen Irrtum in den späteren Arbeiten mit Einschluß der letzten vermieden haben. — Mit dem Microtom scheint zuerst Simmermacher (1884) gearbeitet zu haben. Der Wert der vergleichend-morphologisch und auch phylogenetisch wichtigen, sehr ausführlichen Darstellung wird leider durch die Unzuverlässigkeit der histologischen Angaben und durch die falschen Maßverhältnisse in den Zeichnungen beeinträchtigt. Die mehrfache Verwechslung von einzelligen Hautdrüsen[1] mit Muskelsträngen gebietet, alle Resultate dieses Autors mit Vorsicht aufzunehmen. Graber (1885, S. 565 bis 570) stellte bald die gröbsten Irrtümer Simmermachers richtig und hob in seinem vornehmlich referierenden Aufsatz die Kernpunkte der noch schwebenden Probleme heraus. Diese blieben jedoch unbearbeitet, bis in neuester Zeit Törne (1910) eine Abhandlung »Über die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden« veröffentlichte, die als die bedeutendste und ausführlichste auf diesem Gebiet bezeichnet werden muß. Der Aufsatz ist zwar weniger umfassend, als der Titel vermuten läßt, behandelt aber die Haftapparate zweier Vertreter der Gattung *Dytiscus* (*latissimus* L. und *marginalis* L.) in recht eingehender Weise. Dem Verfasser ist es gelungen, an dem spröden Objekt die Schnittmethode in Anwendung zu bringen und dadurch die Kenntnis der feineren Anatomie der Apparate wesentlich zu fördern. An den anatomischen Teil der Arbeit schließen sich durch Experimente gestützte Betrachtungen über die mutmaßliche Wirkungsweise der Haftscheiben. Letzthin publizierte Chatanay (1911) eine umfangreiche Arbeit, betitelt »Sur le tarse des Dytiscides, Essai de Morphologie comparée«, die neben allgemeinen Betrachtungen über Sexualdimorphismus im wesentlichen eine statistische Übersicht der Verteilung und Größe der Haftnäpfe an den Vorder- und Mitteltarsen einer großen Artenzahl von Dytisciden liefert. Ob der Autor dem Ziel, die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Gruppen zueinander zu klären, auf diesem Wege näher gekommen ist, möchte ich dahingestellt sein lassen. Mir scheinen die Geschlechtscharaktere zu sekundärer Natur zu sein, um hervorragendes systematisches Interesse beanspruchen zu dürfen. — In der ausgedehnten Literaturübersicht wird TÖRNEs Arbeit zitiert, aber nicht behandelt. Eigne Untersuchungen histologischer Natur nahm CHATANAY nur in geringem Umfang vor, physiologische Probleme wurden nicht behandelt.

---

[1] Der Titel der Arbeiten ist an der Hand der hinter den Autornamen beigefügten Zahlen aus dem Literaturverzeichnis am Schluß des Aufsatzes zu ersehen.

---

[1] Sollte auch Chatanay (1911, S. 416—417) der gegen Dahl und Dewitz die Existenz eines Muskels im *Dytiscus*-Fuß für sicher hält, (»me paraît certaine«) sich zu einem ähnlichen Irrtum haben verleiten lassen?

Eigne Befunde. Gelegentlich eigner Untersuchungen über das Geschlechtsleben des Gelbrands wurde ich selber und gleichzeitig mit TÖRNE zum Studium der Haftapparate des Käfers angeregt. Während meine Ergebnisse, soweit sie histologischer Natur sind, sich mit TÖRNEs in den wesentlichsten Punkten decken und sie ergänzen, gelangte ich über die Mechanik des Apparates zu Anschauungen, die sich in einer prinzipiellen Frage nicht mit denen des genannten Autors in Einklang bringen lassen. Bei der Wiedergabe der eignen Befunde habe ich auf die Hervorhebung und Klarstellung der gegen TÖRNE strittigen Fragen besonderes Gewicht gelegt. Herrn Prof. KORSCHELT sage ich auch an dieser Stelle für liebenswürdigen Rat und Hilfe bei dieser Arbeit meinen herzlichsten Dank.

Material und Untersuchungsmethoden. Ich studierte neben ausgehärteten Individuen vornehmlich frisch geschlüpfte, unausgefärbte Käfer und einige ältere Puppen. Die jungen Käfer eignen sich zur Bearbeitung besonders gut, weil bei ihnen einerseits das Chitin verhältnismäßig dünn und weich ist, anderseits die später der Reduktion anheimfallenden zelligen Elemente noch gut erhalten sind. Konserviert wurde mit heißem Sublimat-Eisessig-Alkohol, das bessere Resultate als die ZENKERsche Lösung ergab, eingebettet in hartem Paraffin, geschnitten je nach der Härte des Chitins in geschlossenen Serien von 5—10 μ, und die Schnitte erhielten eine Hämatoxylin-Eosin-Doppelfärbung, die recht schöne Bilder lieferte. — Die Zeichnungen wurden mit dem ABBEschen Apparat entworfen und mehrere Schnitte zuweilen zu einem Bilde kombiniert.

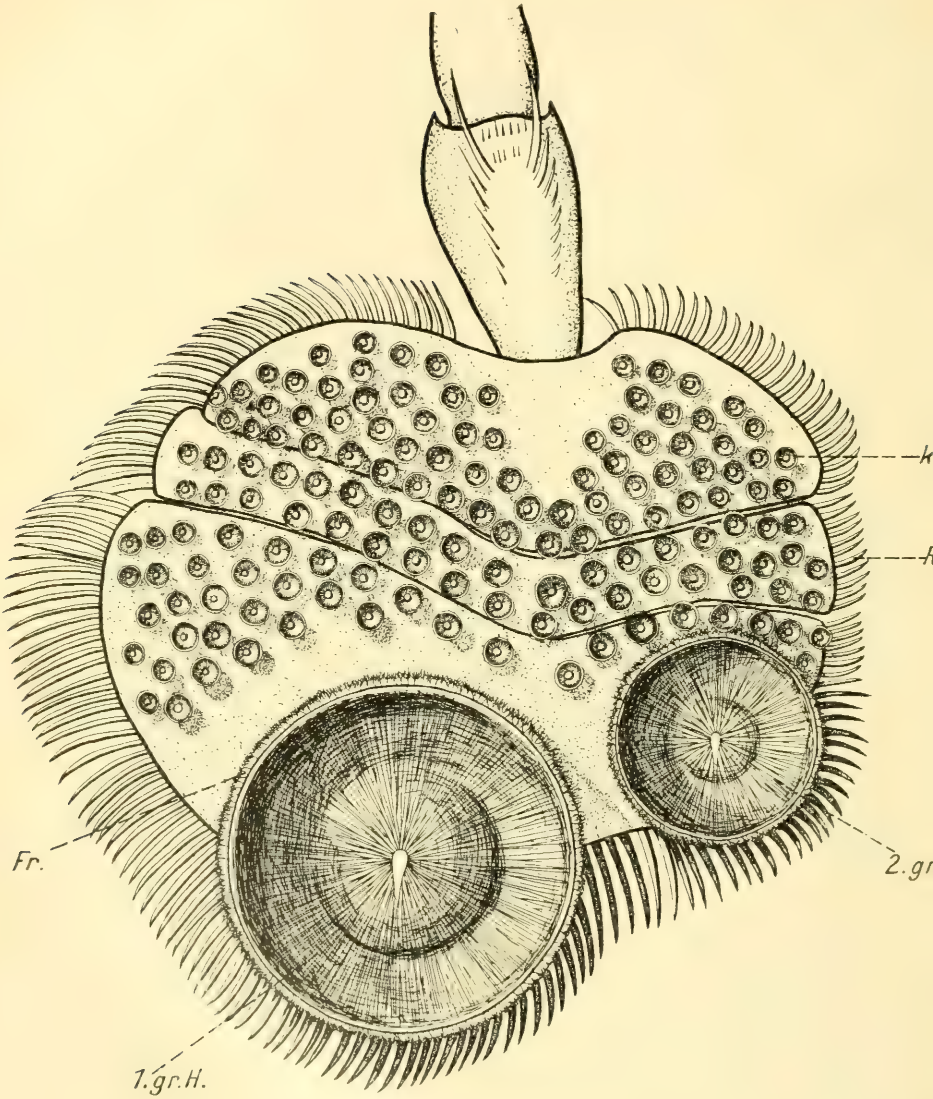


Fig. 1.

Ventralansicht der drei zur Haftscheibe erweiterten Glieder eines rechten Vorderfußes von *Dytiscus marginalis* ♂ Lin.-Vergr. etwa 35 : 1. *1.gr.H* und *2.gr.H*, die beiden großen, *k.H*, ein kleiner Saugnapf; *R.B*, Randborsten; *Fr*, Fransenbesatz der großen Näpfe.

Lage und Gestalt der Näpfe. Über den Sitz und den äußeren Bau der Haftscheiben kann ich mich hier kurz fassen. Sie bilden bekanntlich den hervorstechendsten sekundären Geschlechtscharakter des *Dytiscus* ♂ und zeichnen die Vorder- und Mittelbeine vor dem andern Geschlecht aus. Durchweg sind die Beine der ♂♂ kräftiger gebaut und stärker behaart als die der ♀♀. Während aber im übrigen die Hinterbeine der Geschlechter sich nicht wesentlich von einander unterscheiden, hat an den beiden ersten Beinpaaren beim ♂ nur das vierte und fünfte Tarsalglied die allen Fußgliedern des ♀ zukommende langcylindrische Form beibehalten. Die drei ersten Segmente tragen die Haftorgane und haben dementsprechend bedeutende Umwandlungen erlitten, die sich bei oberflächlicher Betrachtung vor allem in einer starken Verbreiterung zeigen[1]. Diese Verbreiterung beträgt an den Mittelbeinen nur etwa das $2^1/_2$fache des ursprünglichen Querschnittes, an den Vorderbeinen fast das sechsfache. Während erstere sich dementsprechend wenig von den beiden restlichen Gliedern abheben, haben letztere sich zu einer kreisrunden Scheibe von 2,4 mm, einschließlich Randborsten 3 mm, Durchmesser zusammengeschlossen, die gegen die Tibia wie gegen die Krallenglieder sehr scharf abgesetzt ist und zu der unglücklichen Bezeichnung »Kniescheibe« geführt hat. Die Oberseite dieser Scheibe ist gewölbt und läßt an drei tiefen Querfurchen die Grenzen ihrer Elemente erkennen. Die Unterseite, wie sie von einem rechten Vorderfuß in Fig. 1 zur Darstellung kommt, ist flachhohl und die drei Glieder sind so eng aneinandergefügt, daß sie eine gemeinsame Sohle bilden, während ihre Trennungslinien fast verschwinden. Das Gleiche beobachtet man an den Mittelbeinen. Die Außenränder der Sohle sind mit einem einzeiligen Kamm kräftiger und etwas nach unten gekrümmter chitinöser Randborsten (Fig. 1 u. 2 *R.B*) besetzt, die Unterseite trägt in Gestalt gestielter Chitinbecher die eigentlichen Haftorgane, deren Studium in bezug auf Bau und Wirkungsweise ich mir zur Aufgabe machte.

Jedes Vorderbein ist mit 150—175 (nach CHATANAY 1911: 144 Stck.), jedes Mittelbein mit etwa 1600 (CHAT.: 830) Saugnäpfen besetzt, so daß ein einziges ♂ mit der stattlichen Zahl von 3500 Saugern ausgerüstet ist. Zu diesen entsprechend kleinen (CHAT.: 0,05—0,16 mm) und in ihrer Gesamtheit nur als ein dichter Haarfilz erscheinenden Haftorganen kommen noch zwei größere Becher, die neben etwa 40 der kleinen auf dem ersten Tarsalglied des Vorderbeines stehen, ein etwa 1,36 mm (CHAT.: 1,45) im Durchmesser haltendes Näpfchen (Fig. 1, *1.gr.H*) in der Mitte des proximalen Randes und ein ungefähr

---

[1] Es sei hier auf die Dissertation H. EUSCHERS: Das Chitinskelet von *Dytiscus marginalis*, Marburg 1910, hingewiesen, wo in den Fig. 25—30 diese Verhältnisse veranschaulicht werden.

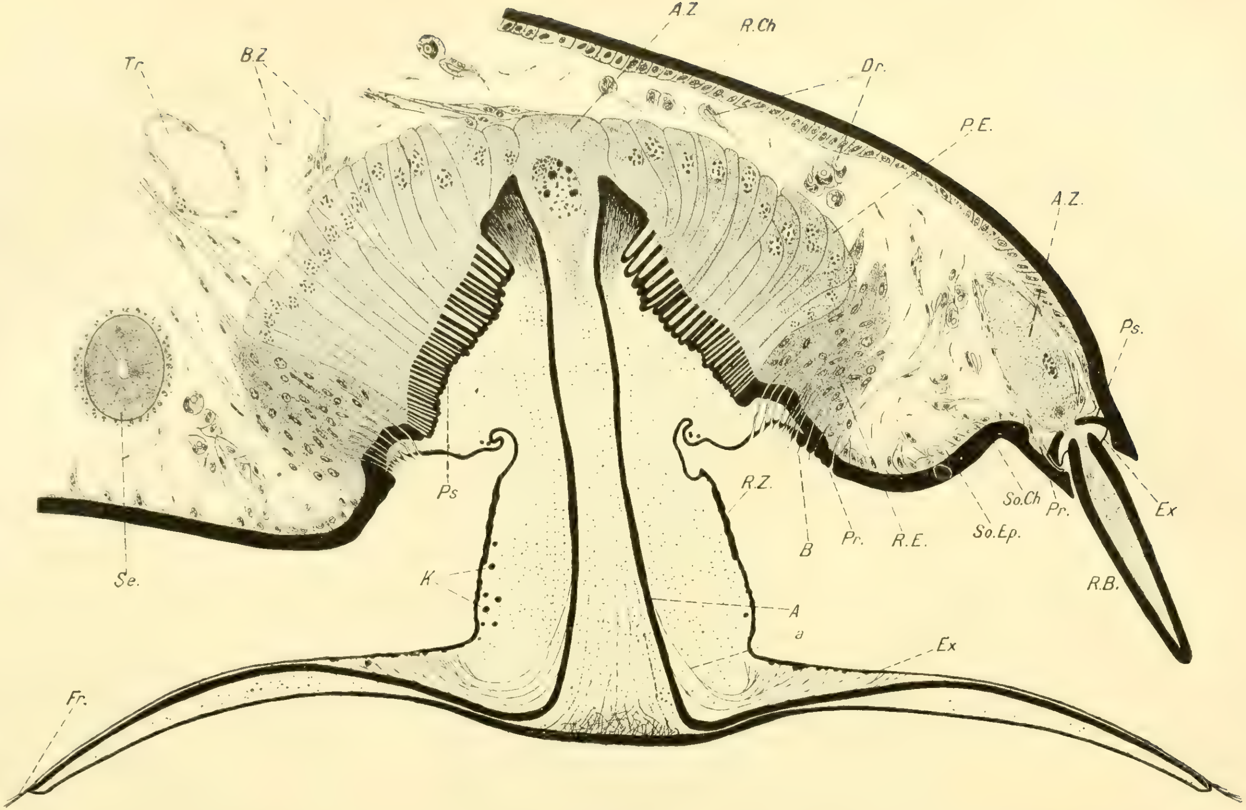


Fig. 2.

Axialer Längsschnitt quer zur Fußachse durch den kleineren der großen Näpfe eines soeben der Puppenhaut entschlüpften Käfers. Vergr. etwa 200 : 1. *R.Ch*, Chitin des Fußrückens und sein Epithelbelag; *So.Ch*, chitinöse Fußsohle mit ihrem Epithel; *So.Ep*, *Ex*, feste, dünne Chitinlage, die Haftnapf und Stiel bekleidet; *R.Z*, Verstärkungszone; *K*, dunkle Chitinkügelchen im Scheibenstiel; *Pr*, Porenkanäle; *B*, feine Borsten dieser Zone; *Ps*, Palissadenschicht; *P.E*, ihr Epithel; *R.E*, kleinkernige Randzone desselben; *A.Z*, Achsencylinderzelle; *A*, Achsencylinder; *a*, von seiner Wand ausgehende Ästchen; *Dr*, Drüsenzellen; *B.Z*, Bindegewebszellen; *Tr* Trachee; *Se*, Sehne des Tarsus mit ihrer Epithelscheide; *Fr*, Fransenbesatz.

halb so großes mehr nach vorn und außen zu (Fig. 1, *2.gr.H*). Beide bedecken zusammen etwa $^1/_4$ der Sohlenscheibe und sind in ihrer Natur als Schröpfköpfe mit bloßem Auge kenntlich.

Jeder Saugnapf zerfällt in eine schüsselförmige Saugscheibe mit etwas vorgewölbtem nabelartigem Boden und in einen cylindrischen Stiel, durch den diese mit der Sohle verbunden ist. Die großen Näpfe sind kreisrund und stehen senkrecht zu ihrem Stiel; unter den kleinen (Fig. 1, *k.H*), die in der Größe ziemlich bedeutenden Schwankungen unterliegen — ich stellte ihren Durchmesser auf 0,03—0,18 mm fest —, haben nur die der Mitte der Fußscheibe genäherten eine ungefähr kreisförmige Gestalt (Fig. 10*a*). Die mehr peripher gestellten besitzen einen mehr oder weniger eiförmigen Umriß (Fig. 10*b*), eine Eigentümlichkeit, die den Autoren bis auf Tuffen West (1861, Fig. 34 u. 36*a*) entgangen ist[1]. Sie sind zu ihrem Stiel in der Ruhe bis zu 80° proximalwärts geneigt (Fig. 4), stellen sich aber beim Anpressen an die Unterlage in derselben Ebene wie die großen ein, und nach einem solchen Präparat ist Fig. 1 gezeichnet. Allen Haftnäpfen ist eine radiäre, vom Mittelpunkt ausgehende Strahlung gemeinsam; die großen sind am Rande mit Fransen besetzt (*Fr* in Fig. 1, 2 u. 3), die den kleinen fehlen.

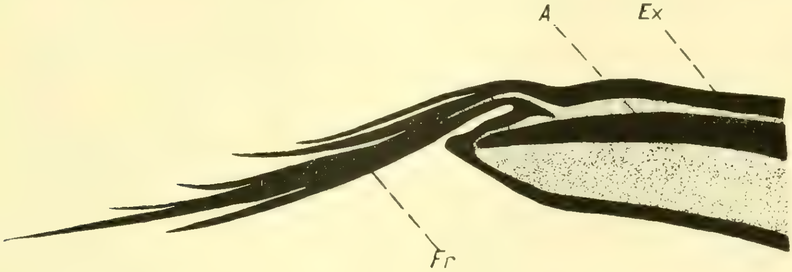


Fig. 3.

Radiärer Verticalschnitt durch den Rand eines großen Napfes. Vergr. 500 : 1. *A*, vom Achsencylinder ausstrahlende Verstärkungsrippen. Andre Bezeichnungen wie in Fig. 2.

Anatomie. So viel läßt sich etwa an Totalpräparaten erkennen. Zum Studium der feineren Anatomie ist der Gebrauch des Microtoms unerläßlich. Die Schnitte lehren, daß die großen und die kleinen

---

[1] So auch Chatanay (1911), wo dieses Versehen Bedeutung gewinnt, weil der Autor die Dytisciden auf Grund der Form ihrer Haftnäpfe in zwei große Gruppen teilt. Dabei wird *Dytiscus* zu den Formen mit kreisrunden Näpfen gestellt.

Näpfchen trotz ihres unverkennbar gleichen Grundplanes im einzelnen doch voneinander abweichen, so daß es vorzuziehen ist, sie gesondert zu besprechen.

Die großen Näpfe. Ein central geführter Längsschnitt durch einen der großen, untereinander gleichgebauten Näpfe eines frisch geschlüpften, noch unausgefärbten Käfers lehrt (Fig. 2), daß der dünne und flache Scheibenkörper ohne scharfe Grenze in den weitcylindrischen Stiel übergeht, der ziemlich tief in die Fußsohle eingelassen ist. Die Grenze zwischen Stiel und Sohle wird durch einen Ring zahlloser Porenkanäle (*Pr*) bezeichnet, welche die Körperwand senkrecht durchsetzen. In dieser Ringzone ist das Chitin der Cuticula in äußerst feine starre Borsten (*B*) ausgezogen, die Törne nicht erwähnt. Sie sind durchaus massiv und stehen in keiner Verbindung mit lebenden Zellenelementen. Ihre Leistung dürfte in der mechanischen Verhinderung einer Verstopfung der Porenkanäle bestehen. Der Weg der Porenkanäle läßt sich als ein langer und enger Kanal weit in das Fußinnere verfolgen bis zum Eintritt in große Zellen (*Dr*), die sich in nichts von dem so überaus charakteristischen Bau der über den ganzen Körper des Käfers verteilten einzelligen Hautdrüsen unterscheiden und diesen auch funktionell gleichwertig sind (Fig. 2, 6 u. 8). In der rundlichen Drüsenzelle hebt sich neben dem großen Kern ein stark lichtbrechendes elliptisches Gebilde mit langovalem Lumen und dicker, von zahllosen senkrecht zur Ellipsenachse gestellten Strahlen durchsetzter Wandung ab. Das Lumen setzt sich in den Drüsenausführungsgang fort. Es ist anzunehmen, daß das Secret an der Hand der Strahlen in das weite Lumen und von dort in den nach der Körperoberfläche ziehenden Kanal gelangt. Das ellipsoide Gebilde in der Drüsenzelle ist wie die Wandung des Ausführungskanals chitinös. Bei frisch geschlüpften Käfern hat die Abscheidung des Chitins noch nicht stattgefunden. In Fig. 2 ist die intracelluläre Streifung daher noch garnicht, das Lumen nur schwer und der Weg der Ausführungsgänge nur durch ihren Plasmabelag erkennbar. Bei ausgewachsenen Tieren erfüllen die Drüsen mit ihrem Leitungsapparat fast die ganze Fußhöhle (Fig. 6 u. 8) und bilden kompakte Zellmassen ohne scharfe Zellgrenzen, so daß die in Fig. 2 recht deutlichen kleinkernigen Bindegewebszellen (*B.Z*) in Fig. 6 und 8 fast verschwinden.

Auf der Höhe der von den Porenkanälen durchsetzten Region spaltet sich das die Fußsohle bekleidende Chitin in zwei morphologisch scharf unterschiedene Schichten. Die äußere (*Ex* in Fig. 2, 3, 7, 8, 9) geht in die Wandung des Stieles über und überzieht diesen wie auch die der Sohle zugekehrte Fläche des Haftnapfes. Sie ist dünn, stark färbbar und gegen das Stielinnere zu stellenweise knollig verdickt. Einzelne Knollen (Fig. 2 bei *K*) können sich von der Wandung loslösen und frei als kleine Kugeln im Stielgewebe liegen. Die von Törne in seine Abbildungen 7 und 10 eingezeichneten Körnchen von Kristallform, auf die er im Text keinen Bezug nimmt, dürften mit diesen Chitinknöllchen identisch sein. In meinen Schnitten zeigten sie stets einen kreisrunden Querschnitt, ließen keine Schichtung erkennen und erinnerten infolge ihres starken Lichtbrechungsvermögens an Öltropfen. Ihre Unlöslichkeit in Alkohol und Kalilauge spricht jedoch für ihre Chitinnatur. In einer breiten, ringförmigen Zone (*R.Z*) auf halber Stielhöhe und an der Saugfläche der Haftschüssel ist das stark färbbare Wandchitin durch ein helleres von etwas größerer Dicke ersetzt, dem die knolligen Erhabenheiten fehlen, und das einen elastischeren Eindruck macht.

Die in der Region der Porenkanäle nach innen abgespaltene Chitinschicht (*Ps* in Fig. 2, 7 u. 8) springt weit in das Innere des Tarsus vor und bildet eine halbkugelige Glocke, die den Haftkelchstiel gegen die Fußhöhle abschließt. Sie erscheint aus zahlreichen radiär gestellten Röhren zusammengesetzt, die vorn geschlossen, nach hinten zu aber offen sind. Törnes Vermutung, daß diese »Palissadenschicht« den sie als ein dicker Mantel umkleidenden sehr hohen und großkernigen Epithelzellen (*P.E*) ihre Bildung verdankt, fand ich beim Studium der Anlage auf dem Puppenstadium bestätigt. Fig. 7 ist nach dem Präparat einer wenige Tage vor dem Ausschlüpfen stehenden Puppe gefertigt und stellt die rechte Hälfte eines Schnittes durch die Palissadenanlage des kleineren der beiden großen Näpfe dar. Die Epithelzellen (*P.E*) haben etwa dieselbe Gestalt wie bei den jungen Imagines, sind aber schärfer gegeneinander abgesetzt und jede dringt mit dem verjüngten Ende bis zum Grunde eines der kleinen Chitinbecher (*Ps*) vor, welche die erste Anlage der Palissadenschicht bilden. Die Wände der Röhren sind noch sehr dünn und fast farblos. Die Zellen scheinen sich schon in voller secretorischer Tätigkeit zu befinden, die beim Ausschlüpfen der Imago noch nicht beendet ist. Entsprechende Schnittbilder durch die Haftscheiben älterer Käfer (Fig. 8) zeigen vielmehr, daß die chitinogenen Zellen nach der Fertigstellung der Palissaden diesen unter allmählichem Zurückweichen in das Fußinnere und gleichzeitigem Zerfall noch eine unregelmäßige Schicht sehr hellen Chitins auflagern. Die Oberfläche dieser Deckschicht ist an mehreren Stellen

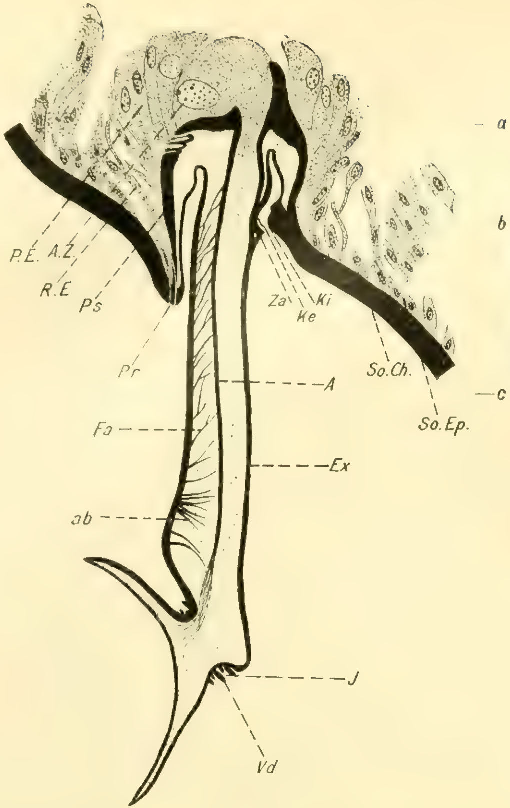

a
b
c
P.E.
A.Z.
R.E
Ps
Pr
Za
Ke
Ki
So.Ch.
So.Ep.
A
Fa
Ex
ab
J
Vd

Fig. 4.

Axialer Längsschnitt durch einen kleinen Saugnapf vom in der Längsrichtung geschnittenen Vorderfuß eines frisch geschlüpften *D. marg.* ♂. Vergr. 250 : 1. ***Fa***, Chitinfasern zwischen Stielwand und Achsencylinder; *ab*, dieselben frei endend und abwärts gerichtet; *J*, Einschnürung zwischen Stiel und Napf; *Vd*, chitinöse Verdickungsringe dieser Stelle; *Za*, Zahn; *Ke*, Kehle des Stieles, in die der Kiel *Ki* der Grubenwand

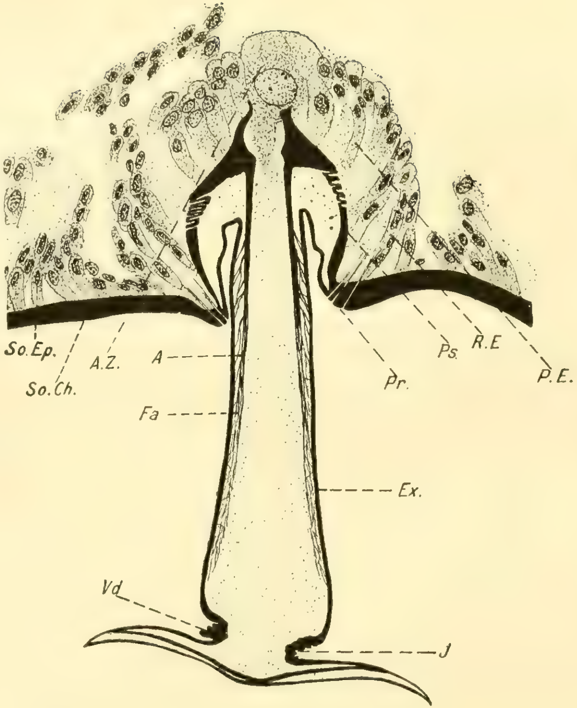

So.Ep.
So.Ch.
A.Z.
A
Fa
Pr.
Ps.
R.E
P.E.
Ex.
Vd
J

Fig. 5.

Zu dem in Fig. 4 abgebildeten senkrecht geführter axialer Schnitt durch einen gleichen Napf. Vergr. 250 : 1. Zeichenerklärung s. Fig. 2 u. 4.

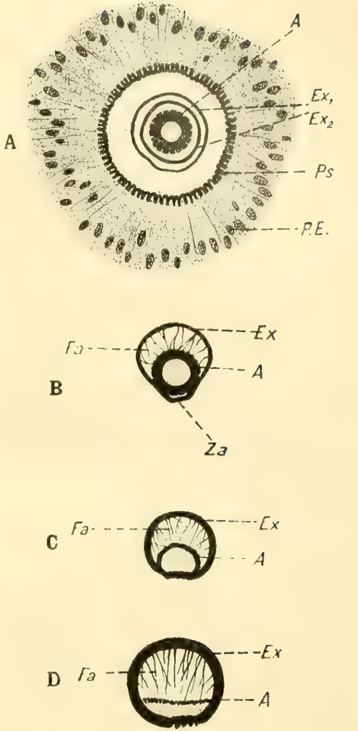

A
A
Ex₁
Ex₂
Ps
P.E.
B
Fa
Ex
A
Za
C
Fa
Ex
A
D
Fa
Ex
A

Fig. 4—5 **A, B, C, D.**

In den Höhen *a*, *b*, *c*, *d* (s. Fig. 4 u. 5) durch den Scheibenstiel geführte Querschnitte Vergr. 250 : 1. ***Ex_1***, Grubenwandchitin; ***Ex_2***, Stielwandung. Die übrigen Zeichen wie in Fig. 2 u. 4.

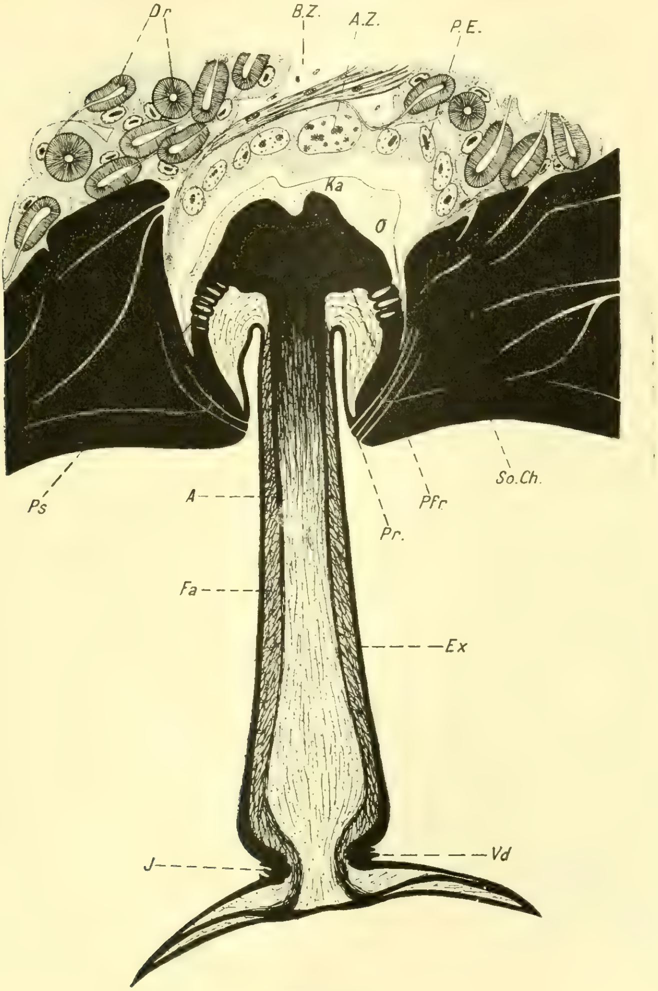


Fig. 6.

Ein in derselben Ebene wie Fig. 5 getroffener kleiner Napf eines ausgehärteten Käfers. Vergr. 300 : 1. *Pfr*, den Achsencylinder verschließender Chitinpfropf, *O*, diesem vom Palissadenepithel, *Ka*, von der Achsencylinderzelle aufgelagerte helle Chitinkappe. Bezeichnungen im übrigen wie oben.

zipfelförmig ausgezogen. In der Regel ist eine äußere, ganz strukturlose (*O*) von einer inneren Zone mehr oder weniger scharf abgegrenzt, die eine feine unregelmäßige Streifung erkennen läßt und wenige grobe, stärker färbbare Chitinkomplexe (*Br*) führt.

An das Palissadenepithel schließt sich bei jungen Käfern gegen die Fußsohle zu ein Ring bedeutend kleinerer langgestreckter Zellen an (*R.E* in Fig. 2 u. 7), deren Grenzen nur schwer erkennbar sind. Ihre langovalen Kerne liegen wie die der Palissadenzellen in der hinteren Zellhälfte. Die Lage dieser Zellen läßt vermuten, daß ihnen die Bildung des nicht in Röhrchen aufgelösten Glockenrandes zufällt, doch dürften sie vorher noch andre Aufgaben zu erfüllen haben. Auf dem Puppenstadium stehen sie in direkter plasmatischer Verbindung mit dem Sohlenchitin der Porenzone und ihrem Borstenbesatz (Fig. 7), scheinen also an dieser Stelle secretorisch tätig zu sein. Der chitinöse Glockenrand ist auf diesem Stadium noch nicht ausdifferenziert und wird erst nach dem Zurückweichen des Zellkörpers von der Sohlenfläche von diesem abgeschieden. Später fallen auch diese Zellen der Reduktion anheim und sind bei alten Käfern kaum noch aufzufinden. Dies mag der Grund sein, daß sie der Aufmerksamkeit Törnes, dem kein frischgehäutetes Material zur Verfügung stand, ganz entgangen sind.

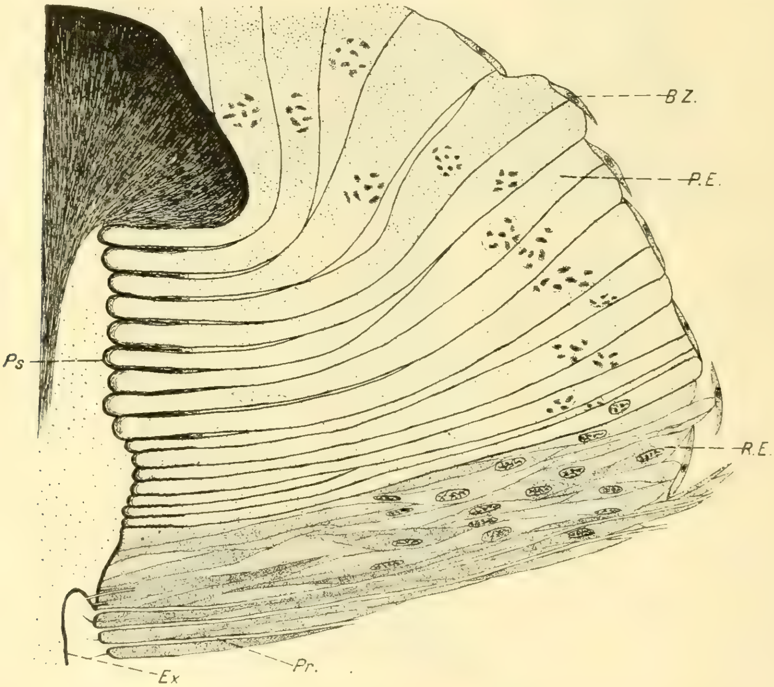


Fig. 7.

Rechte Hälfte eines Schnittes durch die Palissadenkuppelanlage eines großen Napfes auf dem Puppenstadium. Der Schnitt traf den Scheibenstiel der Länge nach in der Achse. Vergr. 350 : 1. Bezeichnungen wie oben.

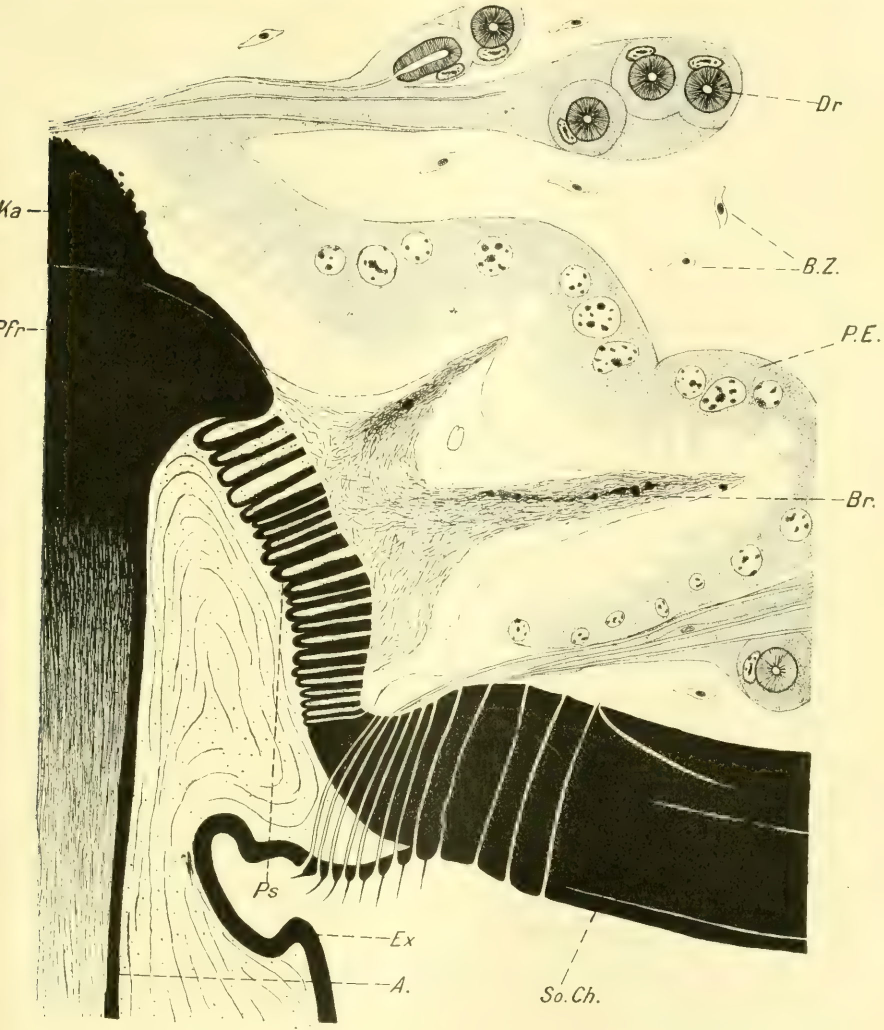


Fig. 8.

Dieselbe Partie und die anstoßenden Abschnitte von einem ausgehärteten Käfer. Vergr. 250 : 1. *O*, äußere Schicht des vom Palissadenepithel der Palissadenglocke aufgelagerten Chitins; innere Schicht mit den groben dunklen Brocken *Br*. Bezeichnungen sonst wie oben.

Im Scheitelpunkt der Chitinglocke entspringt das sogenannte »Achsenbündel« Törnes (*A* in Fig. 2, 8 u. 9), das in dem Stiel des Haftnapfes hinabzieht und auf Schnittbildern durch seine braune Farbe sogleich auffällt. Dieses »Achsenbündel« setzt sich aus etwa einem Dutzend kräftiger, elastischer Chitinstäbe zusammen, die größtenteils parallel zueinander verlaufen aber mehrfach anastomosieren. Auf Querschnitten (Fig. 9) erscheinen sie zu einem Kreise geordnet, bilden also einen Hohlcylinder, so daß die Törnesche Bezeichnung besser durch das Wort »Achsencylinder« zu ersetzen wäre. Die Elemente des Achsencylinders erreichen den Boden der Haftscheibe, biegen hier nach außen um und strahlen radiär in die Haftfläche wie die Rippen eines Schirmes aus. Die einzelnen Verstärkungsrippen streben nach der äußeren Oberfläche des schirmförmigen Napfes, zu der sie bereits vorher eine Reihe sehr feiner, sich verzweigender Stützäste (*a* in Fig. 2) abgeben, und ziehen an dieser sich baumartig verästelnd bis zum Schirmrande entlang, ohne daß die Äste in ihrem Verlauf an Stärke abnehmen. Diesen Chitinrippen verdankt der Haftnapf die vorhin erwähnte, am Totalpräparat sichtbare radiäre Struktur. Der zarte Fransenbesatz am Scheibenrand scheint indessen nicht, wie Törne (S. 426, Fig. 11) angibt und zeichnet, wie auch Chatanay (S. 416) schreibt, und wie jedes Totalpräparat vortäuscht, auf diese Rippen zurückzuführen und als ihr Auflösungsprodukt aufzufassen zu sein, sondern, wie Fig. 3 erkennen läßt, als der aufgefaserte Scheibenrand. Dieselbe Figur zeigt, daß die Verstärkungsrippen (*A*) der Scheibe ihren Rand nicht erreichen und frei enden. Im Centrum der Scheibe wird von den Verstärkungsrippen ein in Fig. 1 angedeuteter keilförmiger Bezirk freigelassen, dem ein sich nach oben zu bald schließender Spalt in der Wand des Achsencylinders entspricht. Die Bedeutung dieses unauffälligen und nur West (1861, S. 413 und Fig. 35) und Lowne (1871, S. 269 und Fig. 4, *d*) nicht entgangenen Charakters konnte ich nicht klarstellen. Der rippenfreie Schlitz findet sich indessen an allen von mir untersuchten Objekten an beiden großen Näpfen und ist stets der Tibia zugewandt.

Der Achsencylinder und die von ihm ausstrahlenden elastischen Verstärkungsrippen sind in ein weiches, lockeres, fast farbloses und sehr schwer färbbares Chitin eingebettet, das den Scheibenstiel und diese selbst anfüllt. Hohlräume konnte ich nicht sicher nachweisen. Törne bestreitet ihr Vorkommen, doch führten abgebrochene Stiele häufig in ihren peripheren Partien Luft. Ich konnte nicht feststellen, ob diese natürliche oder erst beim Abbrechen entstandene chitinfreie Stellen ausfüllten. Drüsenkanäle oder irgendwelche plasmatische Zellbestandteile sind in den großen Saugnäpfen der erwachsenen Käfer — und in diesem wichtigen Punkte decken sich Törnes Befunde durchaus mit den meinen — nicht vorhanden. Stiel und Näpfe sind durchaus chitinöse Gebilde. Bei frisch geschlüpften Käfern hat das

Lumen des Achsencylinders diese Beschaffenheit noch nicht erreicht. Genau axial geführte Längsschnitte treffen hier am Eingang zum Achsencylinder eine sehr große Zelle mit außerordentlich großem Kern (*A.Z* in Fig. 2), die ihre benachbarten Palissadenepithelzellen noch um ein Mehrfaches an Größe übertrifft. Diese Zelle sendet einen Fortsatz weit in das Innere des Cylinders. Bei älteren Puppen erreicht sie sogar den Boden des Haftnapfes. Eine scharfe Grenze zwischen Chitin und Plasma ist nicht erkennbar. Erst während der Aushärtung des Käfers tritt der Plasmaleib allmählich aus dem Achsencylinder in die Fußhöhle zurück, nachdem er das ganze Lumen mit farblosem Chitin ausgefüllt und der von der Palissadenschicht gebildeten Kuppel als Schlußstein des Gewölbes einen Pfropf mit Hämatoxylin violett färbbaren Chitins eingefügt hat (*Pfr* in Fig. 8). Diesem Pfropf wird noch eine unregelmäßige Kappe (*Ka*) von gleichgeartetem Chitin aufgesetzt, die gegen die Chitinglocke ziemlich scharf abgesetzt ist und sich peripher in unregelmäßige Brocken auflöst. Damit ist die Tätigkeit der Achsencylinderzelle, die nunmehr gänzlich zerfällt, beendet. Törne vermutet richtig, daß diese Scheitelpartie der Kuppel später gebildet wird als der aus den Röhrchen zusammengesetzte Teil. Er gibt an, daß der Glockenscheitel »bis zuletzt« etwas eingedrückt erscheint. Bei wirklich ausgehärteten Käfern konnte ich indessen an den großen Näpfen keine Spur einer solchen Grube mehr vorfinden. Über dem Glockenscheitel werden von Törne (Fig. 8) Epithelmassen gezeichnet, die er physiologisch richtig als Zellen deutet, »die an der Bildung des Achsenbündels beteiligt waren.« Der Autor hatte zweifellos die zerfallende Achsencylinderzelle vor sich, die er irrtümlich in eine Anzahl Zellen mit mehreren Kernen auflöste. Nach den oben beschriebenen Bildern, welche die jüngeren Entwicklungsstadien der Haftapparate geben, ist es unwahrscheinlich, daß außer der Achsencylinderzelle noch andre Zellen an seiner Ausbildung beteiligt sind. Meine weiter unten zu bringende Auffassung von der morphologischen Natur dieser Zelle spricht für diese Ansicht.

Die kleinen Näpfe. Die kleinen Saugnäpfe (Fig. 1 *k.H.*, 4, 5, 6, 10*a* u. *b*) sind in jeder Beziehung zierlicher gebaut als die großen. Die Scheibe tritt dem Stiel gegenüber an Masse stark zurück. Der lange, schlanke Stiel ist von dem kleinen und flachen Näpfchen durch eine ziemlich tiefe Einschnürung (Fig. 4, 5 u. 6 bei *J*) abgesetzt und am Grunde einer tiefen und engen Grube im Sohlengrund eingelenkt. Der Rand dieser Grube ist auf der der Fußwurzel zugekehrten Seite im Halbkreis wallartig erhoben und von Drüsenkanälen (*Pr* in Fig. 4, 5, 6) durchsetzt, deren Zahl hier aber beschränkter ist als bei den großen Näpfen. Die Bewegungsfreiheit des Stieles wird auf der wallfreien Seite weiter eingeschränkt durch einen von Törne entdeckten kielartigen Vorsprung des Grubenrandes, der sich in eine entsprechende Hohlkehle der Stielwand einlegt. Nach unten zu wird diese Kehle durch ein zahnartiges Sims begrenzt, das nach Törne wieder in eine Rinne in der Grubenwand hineinpassen soll. In Fig. 4, die nach einem axial geführten Längsschnitt durch einen kleinen Haftnapf in der Längsrichtung des Tarsus gefertigt wurde, ist diese Hemmvorrichtung getroffen, während sie auf einem Querschnitt durch den Fuß an den axial getroffenen Näpfen (Fig. 5) unsichtbar bleibt. Unter der Kehle (*Ke*) der Stielwand, in die der Kiel (*Ki*) der Grubenwand einschlägt, repräsentiert sich das Sims des Stieles hier als ein scharfer Zahn (*Za*). Porenkanäle fehlen dieser Seite des Grubenrandes.

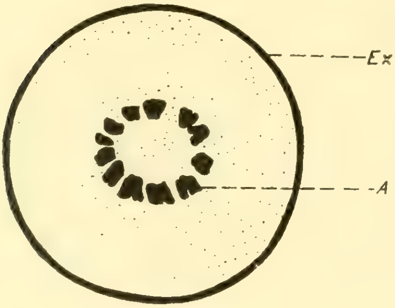


Fig. 9.

Querschnitt durch den Scheibenstiel des großen Napfes vom Vorderfuß einer frisch geschlüpften Imago. Vergr. 200 : 1. Bezeichnungen wie oben.

Wie bei den großen Schröpfköpfen spaltet sich am Grubenrand das Chitin der Körperdecke in zwei Schichten. Die äußere, stark färbbare, dünne Lage (*Ex* in Fig. 4—6 u. 4—5 **A, B, C, D**) zieht bis zum Grubengrund, geht hier in die Stielwand über und bekleidet auch die Haftscheibe. An der Grenze von Stiel und Scheibe trägt sie eine Anzahl unregelmäßiger Verdickungsringe (*Vd* in Fig. 4—6). — Die nach innen zu am Grubenrand abgespaltene Chitinschicht (*Ps* in Fig. 4 bis 6 u. 4—5 **A**) bildet auch hier eine den Stiel abschließende Kuppel und zeigt dieselbe Zusammensetzung wie bei den großen Näpfen. Die Zahl ihrer Röhrenelemente ist aber bedeutend geringer, und diese wie die die Glocke umkleidenden chitinogenen Zellen (*P.E* in Fig. 4, 5 u. 4—5 **A**) sind kleiner und entsprechend niedriger. Eine Randzone kleinerkerniger Epithelzellen ist vorhanden (*R.E* in Fig. 4 u. 5) aber weniger scharf abgegrenzt als bei den großen Näpfen. Schnitte durch die Saugscheiben ausgehärteter Käfer (Fig. 6) lehren, daß der Palissadenschicht auch bei den kleinen Haftnäpfen nachträglich eine unregelmäßige Chitinschicht (*O* in Fig. 6) aufgelagert wird, die hier ganz farb- und strukturlos erscheint. Nach ihrer Abscheidung zerfallen die chitinogenen Zellen fast ganz, nur ihre großen Kerne bleiben noch lange erhalten.

Im Scheitelpunkt der Glocke entspringt ihrem Klöppel vergleichbar wieder ein chitinöser Hohlcylinder (*A* in Fig. 4—6 u. 4—5 **A**—**D**), den ich trotz seiner etwas abweichenden Lagerung als »Achsencylinder« bezeichnen möchte, weil er morphologisch dem so benannten Teil der großen Näpfe gleichwertig zu sein scheint. Der Achsencylinder verläuft hier nämlich nicht central im Haftscheibenstiel, sondern wendet sich bald der distalen Stielwand zu und zieht an dieser entlang, während die Wände dieser beiden ineinander geschachtelten Röhren in der Berührungsnaht verschmelzen. Dieses aus den aufeinander senkrecht stehenden Schnittbildern 4 und 5 nur unvollkommen erhellende Verhalten stellt eine Serie von Querschnitten (Fig. 4—5 **A**—**D**) sicher. Der in der Höhe *a* (Fig. 5 u. 4) geführte Schnitt (Fig. 4—5 **A**) zeigt außen das Röhrenchitin der Glocke (*Ps*) mit ihrem Epithelbelag (*P.E*), konzentrisch nach innen zu die Grubenwand (Ex_1) und in dieser den kreisförmigen Stielquerschnitt (Ex_2) mit dem hier noch central gelagerten Achsencylinder (*A*). Ein in der Höhe *b* geführter Schnitt (Fig. 4—5 **B**) trifft das zahnartig vorspringende Sims (*Za*) des Stieles und zeigt den Hohlcylinder diesem bereits stark genähert. In der Höhe *c* (Fig. 4 u. 5 **C** *L*) ist die Verschmelzung der Wände in der Berührungsnaht bereits eingetreten und die Stielwand nimmt in der Verschmelzungszone eine unregelmäßige Struktur an. Der Achsencylinder beginnt sich abzu-

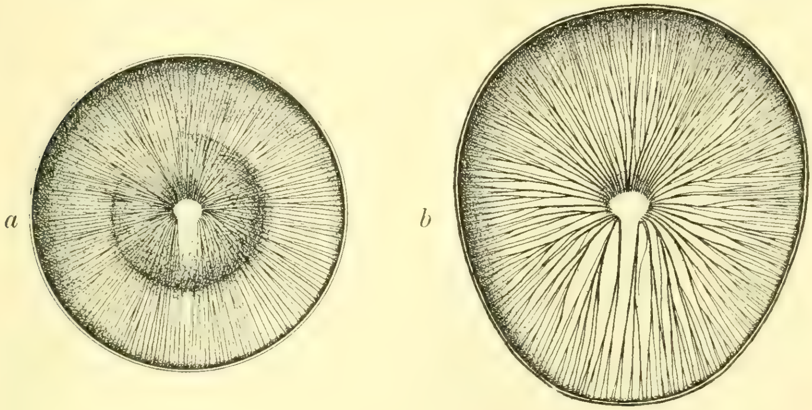


Fig. 10*a* u. *b*.

Sohlenansicht eines kreisförmigen (*a*) und eines ovalen (*b*) kleinen Napfes vom Vorderfuß eines ausgereiften *D. marg.* ♂. Vergr. 250 : 1.

flachen. Fig. 4—5 **D** bringt einen in der Ebene *d* geführten Schnitt, der zeigt, daß der Hohlcylinder sich noch bedeutend mehr abgeflacht hat und daß seine bis dahin sehr innig miteinander verschmolzenen Wandelemente sich in eine größere Anzahl Chitinstrahlen auflösen. Diese verästeln sich sehr fein unter gleichzeitiger Abnahme ihrer Färbbarkeit, so daß sie sich bei frisch geschlüpften Käfern nicht weiter verfolgen lassen. An älteren Individuen ist alles Chitin bedeutend nachgedunkelt und hier (Fig. 6) sieht man die Auflösungsprodukte des Achsencylinders teilweise bis zum Grunde des Haftnapfes ziehen, wo sie sich mit den zahllosen Verstärkungsrippen der Scheibe verbinden, die dieser ihre radiäre Struktur verleihen. Diese Verstärkungsrippen zeigen bei der Aufsicht der Scheibe (Fig. 10*a* u. *b*) dasselbe Bild sich verzweigender Radien wie bei den großen Haftnäpfen. Die Rippen sind jedoch auf der tibialwärts gerichteten Seite weniger zahlreich und etwas kräftiger, nehmen auch gegen die Peripherie zu an Stärke ab. Diese Verhältnisse treten vornehmlich an den ovalen Scheibchen zutage (Fig. 10*b*). Auch hier bleibt ein gegen die Tibia gerichteter Schlitz im Centrum rippenfrei.

Der Achsencylinder und die Verstärkungsrippen der Scheibe sind in weiches, bei jungen Tieren farbloses und äußerst schwer färbbares Chitin eingebettet, das Haftnapf und Stiel bis zur Palissadenglocke erfüllt. In dieses strukturlos erscheinende Chitin springen von der Stielwand aus gegen den Achsencylinder elastische feine Chitinfasern (*Fa* in Fig. 4—6) vor, die in den basalen Stielregionen schräg nach oben gerichtet sind und den Achsencylinder erreichen, weiter unten jedoch frei enden und abwärts gekrümmt erscheinen (Fig. 4 bei *ab*). In Fig. 6 erscheinen sie dichter gestellt als auf den übrigen Bildern, weil diese nach einem dickeren Schnitt entworfen wurde, auf den entsprechend mehr Fasern entfielen. Auf sehr dicken Schnitten ist die faserige Struktur der Stielwand gar nicht zu erkennen, und so ist es wohl zu erklären, daß Törne sie übersah. Auf solchen überstarken Schnitten erscheint der Raum zwischen Achsencylinder und Stielwand als eine homogene Chitinmasse und Törne spricht auch dementsprechend den Scheibenstiel als einen »hohlen, dickwandigen Schlauch« an und nicht als zwei ineinander geschachtelte Röhren. Der Achsencylinder als solcher ist ihm entgangen und damit auch sein Zusammenhang mit den Verstärkungsrippen des Haftnapfes. Ich muß auf diese Einzelheiten hier besonderes Gewicht legen, weil sie wichtig sind für die Klarstellung der Beziehungen zwischen den kleinen und den großen Saugnäpfen.

Das Lumen des Achsencylinders war bei meinen Puppenpräparaten von dem Plasmaleib einer alle benachbarten an Größe übertreffenden Zelle erfüllt, deren stark färbbarer, rundlicher Kern peripher vor dem Eingang des Cylinders lag. Bei jungen Käfern hat er diese Lage noch beibehalten (s. Fig. 4 u. 5), während das Cytoplasma sich zum großen Teil aus dem Achsencylinder zurückgezogen und ihn teilweise mit schwach gefärbtem Chitin angefüllt hat. Gegen die Stielbasis zu nimmt das Chitin mit der Aushärtung des Käfers einen längsfaserigen Bau an, um schließlich in einen sehr dunkel tingierten, an der Spitze dauernd etwas eingedrückten Chitinpfropf überzugehen, der den Stiel abschließt und gleichzeitig eine feste Verbindung mit der Palissadenkuppel herstellt (s. Fig. 6 *Pfr*). Bricht man die Stiele an der Basis ab, so bleibt der in den Achsencylinder hineinragende Chitinpfropf in der Regel mit der Sohle in Verbindung und erlaubt der Luft, in den Stiel einzutreten. Diese scheint bis zur Haftscheibe vordringen zu können, woraus erhellt, daß das Achsencylinderlumen nur teilweise mit Chitin erfüllt, zum andern Teil aber hohl ist. Die Achsencylinderzelle hat sich schließlich ganz in das Fußinnere zurückgezogen und ist bis auf ihren großen Kern zerfallen, nachdem sie gegen Ende ihrer secretorischen Tätigkeit noch eine Schicht farb- und strukturlosen Chitins (*Ka*) dem Stielpfropf aufgelagert hat, das in die von dem Palissadenepithel gebildete gleichartige Schicht (*O*) übergeht. Gleichzeitig hat eine so starke Verdickung des Sohlenchitins (*So.Ch*) unter parallel laufender Reduktion seines Epithelbelags (*So.Ep* in Fig. 4 u. 5) stattgefunden, daß die vorher frei in das Fußlumen hineinragende Saugstielkuppe (vgl. Fig. 4 u. 5) nunmehr seitlich ganz von Sohlenchitin (Fig. 6) umwallt ist. Törne zeichnet in seiner Fig. 6 das Sohlenchitin in der Nachbarschaft eines kleinen Napfes sogar etwa zehnmal so dick wie den Scheibenstiel, so daß man von der Fußhöhle zur Palissadenkuppel erst durch einen tiefen Kanal gelangt. So starkes Chitin beobachtete ich indessen nicht.

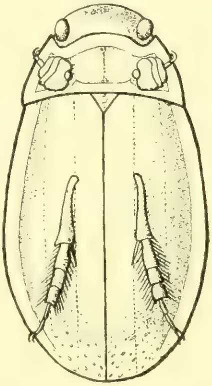


Fig. 11.

Copulationsstellung der Vorder- und Mitteltarsen des Männchens auf dem Weibchen. Vergr. $^2/_3 : 1$.

Nach dem Gesagten enthalten auch die kleinen Haftnäpfe und ihre Stiele beim ausgebildeten Käfer keinerlei lebende Zellelemente.

Beziehungen zwischen den großen und kleinen Näpfen. Ich habe in meiner Beschreibung der kleinen Haftnäpfe ihre nahe Verwandtschaft mit den beiden großen Saugschüsseln besonders deshalb so stark hervorgehoben, weil TÖRNE ihren Bau für recht verschieden erklärt. TÖRNE scheint zu dieser Auffassung vor allem dadurch gelangt zu sein, daß ihm die Beziehungen zwischen seinem »Achsenbündel« der großen und der Lumenwandung der kleinen Stiele entgangen sind. Die Identität beider Gebilde glaube ich oben sichergestellt zu haben, und es dürfte mir weiterhin der Nachweis gelungen sein, daß sich im Organisationsplan der großen und kleinen Haftapparate kein prinzipieller Unterschied findet.

Morphologischer Wert der Näpfe. Die Phylogenie der Apparate läßt die Gemeinsamkeit des Bauplans a priori vermuten. Allgemein wird angenommen, daß die Haftapparate aller Insekten als modifizierte Tasthaare aufzufassen sind. Bei *Dytiscus* scheint die Zurückführung seiner Saugnäpfe auf Haarbildungen wegen ihres hochdifferenzierten Baues auf Schwierigkeiten zu stoßen. Trotzdem sprach bereits 1861 TUFFEN WEST (13, S. 413) den Satz aus: "There was hence no resisting the remarkable and unlooked-for conclusion, that the suckers of the male *Dyticus* are extreme modifications, in one direction of true hairs for holding purposes . . ." WEST kam zu dieser Auffassung auf Grund vergleichend anatomischer Untersuchungen, die sich aber auf die äußere Gestalt der Haftapparate beschränkten. Ich möchte heute zu der seither, meines Wissens, nicht wieder behandelten Frage einen weiteren Beitrag liefern auf Grund eines Vergleichs der Saugnäpfe mit den ihnen benachbarten Tasthaaren. In Fig. 2 ist eine der großen Randborsten der Haftscheibe axial von der Basis bis zur Spitze durchschnitten, wurde indessen aus Raumersparnis etwas verkürzt gezeichnet. Eine Gegenüberstellung dieses Bildes mit den Längsschnitten Fig. 2, 4, 5 und 6 durch die großen und kleinen Haftnäpfe drängt unwillkürlich dazu, gewisse, nämlich die in den Figuren gleichsignierten Teile als gleichwertig anzusprechen. Das Haar ist wie die Haftscheibenstiele in eine tiefe Grube mit wallartig erhobenem Rande eingesenkt. Hier wie dort ist der Rand der Grube von Porenkanälen (*Pr*) durchsetzt, die die Mündungsstellen einzelliger Drüsen darstellen, hier wie dort spaltet sich das Chitin in dieser Region in zwei Schichten, von denen die äußere und dünnere (*Ex*) in die Wandung des Haargebildes übergeht, die innere, bedeutend dickere (*Ps*) jedoch in das Fußinnere kuppelförmig zurückspringt und im Scheitelpunkt eine stark vergrößerte Öffnung trägt, durch die eine riesige Epithelzelle (*A.Z*) mit großem Kern einen Fortsatz bis weit in das cuticulare Anhangsorgan vortreibt. Also in allen Punkten ein gleicher Grundplan. Unterschiede zeigen sich erst in der weiteren Ausgestaltung der Elemente und sind unschwer als sekundäre Anpassungserscheinungen an die Haftfunktion zu erklären. Ich möchte die Saugscheibe als verbreiterte Haarspitze auffassen. Der Haarhohlraum entspricht dem Lumen des Achsencylinders. Dafür spricht vor allem, daß dieses auf den Jugendstadien noch Protoplasma führt, in den kleinen Stielen dauernd teilweise hohl bleibt und in den großen erst sekundär massiv wird. Eine solche nachträgliche Ausfüllung des Haarlumens mit Chitin kommt auch bei normalen Tasthaaren vor und wurde bei Coleopteren mehrfach, unter anderm auch bereits bei Dytisciden (vgl. Biedermann 1903) beobachtet. Hier scheint sie im Interesse der Stabilität stattzufinden. Die großen wie die kleinen Näpfe müssen zug- und biegungsfest gebaut sein. Bei den dicken und relativ kurzen Stielen der beiden großen Scheiben ist ein Verbiegen ziemlich unwahrscheinlich, die an die Zugkraft gestellte Anforderung aber um so größer. Wir beobachten daher bei ihnen den Gesetzen der Mechanik entsprechend eine Anhäufung des elastischen Materials in den centralen Partien gegenüber einer dicken, verhältnismäßig weichen peripheren Zone. Bei den schlanken Stielen der kleinen Näpfe sind die Ansprüche auf Zugkraft ziemlich gering, die Gefahren des Umknickens aber recht groß. Die Wandpartien wurden daher verstärkt, während das Centrum hohl bleiben konnte. Zugunsten der Elastizität differenzierte sich weiter das Chitin der Haarwandung in eine dünne biegsame Außenwand und in den festen Achsencylinder, während das dazwischen liegende Chitin weich und locker wurde. Durch eine Verbindung des Achsencylinders mit dem Glockengrund wurde einer zu starken Belastung des dünnen Gelenkchitins der Grube bei Druck und Zug der Haftscheibe entgegengearbeitet. Durch die Auflösung der Chitinglocke in zahlreiche Stäbchen oder Röhren wurde eine gewisse Beweglichkeit der Glocke ermöglicht.

In allen Punkten, durch die sich die kleinen von den großen Näpfen unterscheiden, zeigen die ersteren einen ursprünglicheren, d. h. haarähnlicheren Zustand. Der distal nur wenig verbreiterte Stiel ist schlank und trägt eine kleine Scheibe ohne Fransensaum, die Haarwandung ist nur teilweise in weiches Chitin aufgelöst, das Lumen bleibt dauernd zum Teil chitinfrei. Die den Stiel gegen das Lumen abschließende Chitinkuppel springt weniger weit in dieses vor und ist nur teilweise in Palissadenröhrchen aufgelöst.

Verglichen mit den Haftapparaten der übrigen Coleopteren sind die Haftscheiben des *Dytiscus* zweifellos die kompliziertesten Bildungen. Eine Zusammenstellung der homologen Organe der Adephagen, wie sie von SIMMERMACHER (l. c.) angebahnt ist, scheint indessen zur Aufstellung einer natürlichen Reihe zu führen, die von den primitiven und durchaus haarähnlichen Bildungen der *Carabidae* zu den Saugapparaten der *Dytiscidae* überleitet, unter denen die Gattung *Dytiscus* als die weitgehendst angepaßte Form das Endglied der Kette bildet. Die Befunde der vergleichenden Anatomie bilden somit eine weitere Stütze für die Auffassung der Haftorgane des *Dytiscus* als modificierte Tasthaare.

Wirkungsweise. Der Vergleich zwischen dem Bau der großen und der kleinen Haftnäpfe leitete bereits zu der Frage nach ihrer Wirkungsweise über, der ich mein besonderes Interesse zuwandte. Auch diesem Kapitel sei eine historische Einleitung vorausgeschickt.

Historisches. Das Studium der Anatomie des *Dytiscus*-Fußes war den meisten Entomologen nicht Selbstzweck, sondern nur ein Mittel, die Erklärung für seine Saugwirkung zu finden. Da sich indessen auch bei der feinsten Zergliederung die Ursachen des Haftens nie direkt erkennen ließen, blieb man trotzdem auf Hypothesen angewiesen. Von Anfang an stehen sich der Hauptsache nach drei Auffassungen gegenüber, von denen bald die eine, bald die andre vorherrschte. Während die erste das Haften allein mit einem Luftdruckunterschied unter der Scheibe gegen ihre Umgebung erklären möchte und dementsprechend von GRABER (1885, S. 565—570) als »Saugtheorie« bezeichnet wird, sieht die zweite, die sogenannte »Klebetheorie« ausschließlich in der durch ein klebriges Secret vermehrten Adhäsion die wirkende Kraft. Die dritte Auffassung vermittelt und nimmt ein die Saugkraft des Vacuums unterstützendes Moment in einer durch ein Drüsensecret geschaffenen Adhäsionskomponente an. Sie mag hier kurz die »Saug-Klebetheorie« heißen.

Die weitaus meisten Anhänger besitzt die extreme »Saugtheorie«. Von den älteren Autoren sind unter ihnen FRISCH (1721, S. 33), GÖZE (1773, S. 81—95), BERGSTRÄSSER (1778, S. 29), JABLONSKY (1785, Bd. I, S. 71—72) und DONNDORFF (1799, S. 727—729) zu nennen. Bei allen kehrt der eigentümliche Vergleich der Haftscheiben mit

»Zugledern« wieder, »welche die Jungen zum Aufreißen der Pflastersteine benutzen« (v. FRICKEN 1888, S. 31). Dabei möchten die einen die ganze »Kniescheibe« dem nassen Leder gleichsetzen, während die andern richtig den Sitz der Saugkraft in die kleinen »artigen gestielten, birnförmigen Körperchen« (GÖZE, 1777, S. 607) an ihrer Unterseite verlegen. Auch SCHIÖDTE (1841, S. 403), PLATEAU (1872, S. 207), SIMMERMACHER (1884) und v. FRICKEN (1888, S. 31) erblicken in dem atmosphärischen Druck die einzige das Haften bewirkende Kraft, und in der letzten großen Arbeit über dieses Thema wird von TÖRNE (1910, S. 431) sogar entschieden bestritten, daß ein Drüsensecret beim Haften eine Rolle spielt.

Die zweite, als »Klebetheorie« bezeichnete Hypothese, die das Haften allein auf ein klebriges Secret zurückführen will, findet ihren einzigen Vertreter in LOWNE (1871), wenn wir von der wirren und kindlichen Auffassung DONOVANS (1796, S. 63) absehen, der dem Gelbrand unter anderm die Fähigkeit andichtet, mit Hilfe seiner Haftscheiben Luftblasen zu greifen, "to raise itself from the deep parts of the water to the surface in an instant". Auch DEWITZ (1885, S. 157, Anm.), nach dessen Untersuchungen beim Klettern der Insekten der Luftdruck keine Rolle spielt, hebt entgegen den Angaben GRABERS (1885, S. 565—570) ausdrücklich hervor: »daß am Vordertarsus des Männchens von *Dytiscus* Saugnäpfe wirken, habe ich nie bezweifelt«. LOWNE kommt zu seiner Auffassung auf Grund einer recht irrigen Deutung der anatomischen Verhältnisse. Er gibt an, daß die Fußhöhle ("the cavity of the tarsus") zum großen Teil durch einen weiten Drüsensack ausgefüllt wird, dessen zähflüssiger Inhalt in offener Verbindung mit dem Hohlraum der Saugnapfstiele steht. Das Secret gelangt durch den Achsencylinder in die Haftscheibe und soll hier aus Kanälen, welche die vom Achsencylinder ausstrahlenden Verstärkungsrippen zwischen sich lassen, austreten und sich auf der Scheibenfläche ausbreiten, wenn der Fuß an eine Unterlage angedrückt wird. Außer Aktion gesetzt, sollen dank der Elastizität des Napfes sich die Verstärkungsrippen der großen Scheiben so eng aneinanderlegen, daß der Flüssigkeitsaustritt unterbunden wird, die kleinen Scheiben aber schon dadurch von der Verbindung mit dem Drüsensack abgeschnitten werden, daß sie sich in der Ruhe schräg zu ihren Stielen einstellen. LOWNE nimmt nun an, daß beim Gebrauch der Haftscheiben zwar primär unter jedem Napf ein luftverdünnter Raum entsteht, daß die Spannungsdifferenz gegen die Atmosphäre aber sehr bald durch nachströmendes Drüsensecret ausgeglichen wird, und daß schließlich dieses allein das tragende Moment bildet. Brauchbarer als die anatomischen Angaben des Autors sind seine physiologischen Mitteilungen und die Ergebnisse seiner Experimente. Vor allem erbringt er den exakten Nachweis eines Secrets unter den haftenden Scheibchen. Lowne drückte den Fuß eines Käfers gegen eine Glasplatte, löste ihn vorsichtig wieder ab und sah dann, daß "every hair leaves an impression in a viscid semi-fluid material upon the glass. The fringes on the large disks are usually loaded with an abundant supply of this viscid glue". Der Autor macht auch einige Angaben über das so gewonnene Secret. "It coagulates rapidly, is unsoluble in water, and solidified under that fluid. Its surface is slightly greasy, so that water runs off from it, and it cannot be wetted". Daß tatsächlich diese fettartige Substanz und nicht der Luftdruck das Haften des Fußes an der Ansatzfläche bewirken soll, wird aus einem hübschen Experiment gefolgert. Lowne pumpte einen Recipienten, in dem er einen chloroformierten Käfer mit Hilfe seiner Haftscheiben aufgehängt hatte, luftleer und sah den Käfer haften bleiben. Inwieweit die von dem Autor an diesen Versuch geknüpften Folgerungen haltbar sind, werden wir weiter unten noch zu prüfen haben.

Die zwischen den Extremen vermittelnde »Saugklebetheorie« wird exakt ausschließlich von Graber (1885, S. 565—570) verteidigt (vgl. auch Haller [1878]). Graber stellt vor allem die irrigen Angaben Lownes über den secretorischen Herd richtig. Er entdeckt die zwar schon von Simmermacher (l. c.) beschriebenen aber als Muskelfibrillen(!) gedeuteten einzelligen Hautdrüsen in der Fußhöhle, zeigt, daß diese nicht durch den Scheibenstiel, sondern an der Basis der Stieltasche münden und glaubt, daß ihre große Zahl darauf schließen läßt, »daß das Haften der . . . durch Luftdruck wirksamen Saugnäpfe durch das vom Fuß abgesonderte Secret unterstützt werden dürfte . . .«.

Eigne Befunde. Meine eignen Befunde haben mich zu einer Auffassung geführt, die sich mit der letztgenannten im wesentlichen deckt.

Eine genaue Beobachtung der sich bei der Verankerung an den Haftscheiben abspielenden Vorgänge am sich frei bewegenden Käfer — etwa während der Copula — ist naturgewäß nicht angängig. Es empfiehlt sich daher, mit narkotisierten oder getöteten Käfern oder auch mit den isolierten Extremitäten zu arbeiten. Legt man unterm Mikroskop die Haftfläche eines isolierten Vorderbeines von unten her gegen einen Objektträger, so sieht man zunächst die starken Randborsten, die in der Ruhe den unteren Scheibenrand schützend übergreifen, zur Seite weichen. Dann kommen dank der gleichen Länge ihrer Stiele alle Näpfe gleichzeitig mit dem Glase in Berührung, wobei zunächst allein der Napfrand aufgesetzt wird. Bei weiterem Druck gegen das Glas findet eine geringe Abflachung der Näpfe mit gleichzeitiger Dehnung ihrer peripheren Partien und sodann eine Vortreibung des Napfnabels gegen die Unterlage statt. Eine vollständige Abflachung zur Ebene, mit der SIMMERMACHER (l. c. S. 482—483) rechnet, tritt wenigstens an den großen Näpfen, wie bereits DONNDORFF verzeichnet, (1799, S. 727—729) nicht ein. Auch ist nicht anzunehmen, daß die kleinen Näpfe sich trotz ihres dem der großen so nahe verwandten Baues in Fragen der Funktion anders verhalten sollten. Beim Nachlassen des auf die Scheiben ausgeübten Druckes suchen diese kraft der Elastizität ihrer Verstärkungsrippen wieder in die frühere Gestalt zurückzukehren. Bei diesem Prozeß spielen irgendwelche Muskelkräfte, von denen in den Arbeiten der älteren Autoren — FRISCH (l. c.), BERGSTRÄSSER (l. c.), TASCHENBERG (1877) — aber auch noch bei SIMMERMACHER (l. c.) und HAUPT (1907, S. 431) viel die Rede ist, keine Rolle. Bekanntlich trifft man im Insektenfuß niemals Muskeln an. Die Näpfe nehmen rein mechanisch, wie bereits GÖZE (1873), SCHIÖDTE (1841, S. 403 Anm.), WEST (l. c.), PLATEAU (1872, S. 207) und v. FRICKEN (1870, S. 474 u. 1885, S. 91) betonten, die Schüsselform wieder an. Für die rein mechanische Wirkungsweise der Haftscheiben spricht ferner das lange bekannte Faktum (s. FRISCH, 1721, S. 33), daß die Saugnäpfe auch im Tode, und selbst nach jahrelangem Aufbewahren in Alkohol[1], ihre Haftfähigkeit nicht verlieren und sogar unter Umständen noch größere Lasten zu tragen imstande sind als am lebenden Tier (s. weiter unten). Bei der Rückkehr der Sauger in die Napfform kann die vorher aus der sich abplattenden Glocke herausgetriebene Luft- bzw. Wassermenge nicht ebenso schnell wieder unter die Scheibe zurückströmen. Es bildet sich ein luftverdünnter Raum und die Scheibe haftet, so lange dieser erhalten bleibt. Die Entstehung des Vacuums unter den Näpfen und somit ihre Funktion als echte Saugnäpfe darf aus ihren Gestaltveränderungen beim Aufsetzen und aus den anatomischen Verhältnissen theoretisch gefolgert werden, experimentell bewiesen ist indessen bisher seine Existenz nicht. GRABER (l. c.) schlug vor, von der Fußsohle die kleinen Näpfe zu entfernen, die großen aber an der Seitenwand zu durchbohren und dann auf ihre

---

[1] Schon DONNDORFF (l. c.) riet, die Käfer nach dem Tode im Alkohol einfach mit den Füßen gegen das Glas zu drücken und so hängend aufzubewahren!

Tragkraft zu prüfen. Der Ausführung dieser Behandlung steht die Kleinheit des Objekts hindernd entgegen. Selbst wenn die Percussion gelingt, so verklebt doch bald Secret die künstlichen Poren und ermöglicht erneut die Bildung eines Vacuums. Um diese Fehlerquellen zu vermeiden, verfuhr ich in der Weise, daß ich einen Käfer unterm Recipienten der Luftglocke aufhing, belastete und dann die Luft auspumpte. Die Käfer fielen stets bald ab und zwar früher als die zur Kontrolle gleichbelasteten aber in freier Atmosphäre suspendierten Tiere. Die beigegebene Tabelle mag die Resultate veranschaulichen.

Belastung der Käfer in Grammen	Verhalten bei normalem Luftdruck	Verhalten bei vermindertem Luftdruck	
0	Käfer fallen nicht ab	Käfer fallen	auch bei fast vollständigem Vacuum nicht ab.
1	»		bei nur 20 cm Hg-Druck nicht ab.
2	»		ab, wenn Hg-Druck unter 5 cm sinkt.
5	»		ab, sowie der Hg-Druck unter 15 cm sinkt.

Die mitgeteilten Zahlen besagen einmal, daß durch Erniedrigung des Luftdrucks in der Umgebung der Haftscheiben diese an Saugkraft einbüßen, daß demnach das theoretisch geforderte Vacuum tatsächlich existiert. Da indessen nicht oder nur mäßig belastete Käfer auch im luftleeren Raum nicht abfallen, so beweisen sie weiter, daß außer dem verminderten Luftdruck noch eine weitere haftfördernde Kraft zwischen den Scheiben und der Ansatzfläche tätig ist, und als diese zweite Komponente kann nur die Adhäsion in Frage kommen. Ihre Bedeutung für den Haftprozeß ist bereits von Lowne (l. c.) in allerdings übertriebenem Maße vertreten worden auf Grund des von ihm entdeckten Secrets. Ob und inwieweit dieses haftfördernd wirkt, suchte ich zu ermitteln.

Der Nachweis eines solchen Secrets ist mit Hilfe der von Lowne mitgeteilten Methode unschwer zu führen. Man erhält auf diese Weise eine dem Schreckdrüsensecret des Prothorax (Blunck 1911) im Geruch nicht unähnliche, farblose Flüssigkeit, die schnell bis auf einen Rückstand von vaselinartiger Konsistenz verdunstet. Dieser ist in Wasser und Alkohol nicht, in Schwefeläther aber leicht löslich, wird von Osmiumsäure geschwärzt und ist demnach unter die Fette einzureihen. Das Secret überzieht die Unterseite der ganzen zur Haftscheibe verbreiterten tarsalen Partien in relativ dicker Schicht und findet sich in dem Fransenbesatz der großen Näpfe besonders reichlich. Es unterliegt bei mir keinem Zweifel, daß der Ursprung dieses Secrets in den überaus zahlreichen und im anatomischen Teil dieses Aufsatzes näher beschriebenen einzelligen Hautdrüsen der Fußhöhle zu suchen ist. TÖRNE, der sich auch mit dem Studium dieser Drüsen beschäftigt hat, hält die Auffassung, das Secret dieser Drüsen spiele beim Haften eine Rolle, für »ganz sicher falsch«. Er schreibt: »Neben andern Gründen . . . spricht schon die Art und Weise, wie sie auf der Sohle münden, gegen eine solche Funktion: keine einzige Drüse mündet nämlich auf dem Saugnapf selbst, alle Ausführungsgänge öffnen sich vielmehr in einem Kranz um die Basis des Stieles. Wie sollte unter solchen Umständen das Secret dorthin gelangen, wo es allein das Haften der Näpfe unterstützen könnte — auf den Saugnapf selbst? Dieses könnte nur geschehen, wenn das Secret, ohne sich in Wasser aufzulösen, längs dem Stiele bis auf den Napf gelangen könnte. Dieser weite Umweg, den das Secret dabei zurückzulegen hätte, macht es wenig wahrscheinlich, daß es dazu dienen könnte, den Saugnäpfen das Haften zu erleichtern.« TÖRNE übersieht bei diesen Deduktionen die Existenz eines reichlichen Fettüberzuges der Napfflächen und dann das Expansionsbestreben halbflüssiger Fette. Osmotisch kann das Secret nicht ausgetreten sein, es muß seinen Weg durch das Chitin durchsetzende Kanäle nehmen. Den Näpfen selbst fehlt jede innere Verbindung mit Drüsenzellen. Da ist es naheliegend, die Drüsenmündungen in ihrer unmittelbaren Nähe zu suchen. Und so scheint mir die auffallende Häufung von Drüsenporen in einem Kranz um die Scheibenstiele nicht dagegen, sondern dafür zu sprechen, daß der Fettüberzug der Sohle hier seinen Ursprung nimmt.

Es fragt sich indessen, ob dieses Secret tatsächlich zum Haftprozeß in Beziehungen steht, und diese Frage möchte ich auf Grund folgender Beobachtungen bejahen. Reinigt man einen abgeschnittenen Vorderfuß durch Ausschütteln mit Schwefeläther oder auf andre Weise von seinem Fettkleid, so geht seine Saugkraft sehr stark zurück. Ein intakter, vom H_2O sorgfältig befreiter Fuß trägt eine Last von mehreren Gramm, z. B. den ganzen Käfer, mit Äther behandelt kaum noch das eigne Gewicht. Befeuchtet man ihn mit etwas Wasser, so kehrt ein Teil der ursprünglichen Tragkraft, bis das Wasser verdunstet ist, zurück. Streicht man indessen statt des Wassers über die Fußsohle eine dünne Vaselineschicht, so funktionieren die Haftnäpfe fast wieder normal: es macht keine Schwierigkeiten, den Käfer an dem so behandelten einen Bein schwebend aufzuhängen.

Fügt man noch hinzu, daß an keinem andern Punkte des Körpers eine so starke Fettabsonderung stattfindet, so scheint mir der Schluß gerechtfertigt:

Das an der Sohle der Vorder- und Mitteltarsen des *Dytiscus* austretende Secret hat neben seiner Bedeutung, die Sohle vor Benetzung zu schützen, die Aufgabe, indirekt und direkt die Tragkraft der Haftnäpfe zu verstärken, indirekt dadurch, daß es einen besseren Abschluß des luftverdünnten Raumes unter den Näpfen gegen die Umgebung verbürgt (s. o.), gleichwertig dem Dichtungsfett auf dem Tisch der Luftpumpe, direkt durch Verstärkung der zwischen den Näpfen und ihrer Unterlage wirkenden Adhäsionskräfte (vgl. LOWNES Versuch!).

Der Wert des Secrets als Dichtungsfett ist nicht zu unterschätzen. Ein Ausgleich der Druckdifferenz ist nur an der Grenze von Schüsselrand und Unterlage möglich, da entgegen der Ansicht LOWNES jeder Napf ein allseitig gegen den Fuß hin geschlossenes Gebilde ohne irgendwelche nachweisbare Poren darstellt. Weil bei der Copula die Haftkraft oft 24 Stunden und länger erhalten bleibt, muß hier in hervorragender Weise für einen luftdichten Verschluß gesorgt sein. TÖRNE (l. c. S. 445) meint, daß bei den kleinen Saugnäpfen der glatte Rand ein allseitig genügend dichtes Anpressen an die Unterlagen garantiert, da die im Haftbereich des einzelnen Napfes gelegenen Flächen als eben angenommen werden dürfen. Bei den großen Näpfen dagegen müsse mit den Unebenheiten der Unterlage gerechnet werden und dem sei hier durch den Fransenbesatz Rechnung getragen. Die Fransen würden genügend die kleinen Unebenheiten des Bodens ausfüllen, um ein Rückströmen des Wassers zu verhindern. Ich stimme mit TÖRNE in der Auffassung des Fransenbesatzes durchaus überein, glaube aber, aus meinen Beobachtungen schließen zu müssen, daß diese Schutzvorrichtungen zur Erhaltung des Vacuums allein nicht genügen und verweise darauf, daß ein seines Fettkleides beraubter Fuß nahezu seine ganze Haftkraft verliert, diese jedoch bei der Wiedererneuerung sogleich und dauernd zurückgewinnt, während andre Bindungsmittel, wie z. B. Wasser, fast ganz versagen.

Von TÖRNE (l. c. S. 439—440) wird schließlich gegen die »Saug-Klebetheorie« noch die schon erwähnte Tatsache aufgeführt, daß die Scheiben durch längeres Aufbewahren in Alkohol ihre Haftkraft nicht einbüßen. Mir scheint dieses Verhalten nicht beweiskräftig zu sein in der von TÖRNE interpretierten Richtung. Bekanntlich sind nur wenige Fette in Alkohol löslich, und es wurde bereits hervorgehoben, daß das in Rede stehende zu diesen nicht gehört. Ich konnte das Secret der Fußsohle von lange im Alkohol gehaltenem Material in, soweit erkennbar, unverändertem Zustande ebenso wie vom lebenden Käfer gewinnen. Die Erhaltung der Saugkräfte an toten Käfern spricht nur für die rein mechanische Natur des Haftens, keineswegs gegen die Beihilfe eines Secrets.

Ich fasse meine Anschauung von der Wirkungsweise der Haftscheiben des *Dytiscus* dahin zusammen:

Die Haftkraft der Vorder- und Mitteltarsen ist in den gestielten Haftnäpfen an ihrer Unterseite lokalisiert. Diese wirken rein mechanisch als Saugnäpfe, deren Zugkraft durch ein die Adhäsion verstärkendes Secret erhöht wird. Letzteres dient gleichzeitig als Dichtungsfett.

Größe der Tragkraft. Ich wende mich nunmehr der Frage nach der Größe der Tragkraft der Haftscheiben zu. Zahlenmäßige Angaben darüber liegen von Hepworth (1855, S. 312), Plateau (1872, S. 209), Haupt (1907, S. 431) und Törne (l. c. S. 440—446) vor. Hepworth übertreibt zweifellos, wenn er schreibt: "The *Dytiscus* when under water is able to hold himself so firmly as to require the weight of many pounds to overcome the power, with which he is attatached." Haupt berechnet auf Grund von ihm vorgenommener Messungen die wirkliche Saugfläche eines jeden der Vorderfüße von *Dytiscus marginalis* auf 2 mm². Daraus wird gefolgert, daß die Saugkraft einer Sohle an der Wasseroberfläche eine Last von rund 20 g überwindet und daß alle vier Sohlen 80 g tragen können. Dieses Tragevermögen würde sich mit jedem Meter Wassertiefe um 2 g pro Sohle, für alle vier also um 8 g erhöhen. Plateau gelangt auf Grund praktischer Messungen zu niedrigeren Werten. Er hängt die Käfer an schwach convex gekrümmten Flächen auf und belastet sie. Die Tragkraft ist gleich dem Minimalgewicht in Grammen, das zum Abreißen führt. *Dytiscus marginalis* trug im Mittel 29 g. Törne sucht an der Hand von Wägungen die Tragkraft der einzelnen Beine und der großen Näpfe zu ermitteln. Er befestigt abgeschnittene Beine mittels Seidenfäden an dem Ende eines Wagebalkens und senkrecht darüber einen Objektträger in horizontaler Lage, gegen den der mit einem Tropfen Wasser befeuchtete Fuß angedrückt wird. Dann wird die Wagschale derselben Seite bis zur Ablösung belastet. Es trug:

ein intaktes, frisches Vorderbein	8 g
ein Mittelbein	3 g

ein Vorderbein ohne den größten Napf . . . . . 5 g
ein Vorderbein ohne die beiden großen Näpfe . . 3 g
ein in Alkohol fixiertes und wieder in Wasser geweichtes Vorderbein . . . . 10—11 g

Daraus wäre als Gesamttragkraft der Beine eines Käfers in freier Luft 22 g anzugeben.

Meine eignen Versuche, die Haftkraft eines Käfers unter natürlichen Bedingungen festzustellen, lieferten bedeutend niedrigere Werte. Ich hing ein mit Ätherdunst betäubtes ♂ im Scutellum an einem Faden auf und befestigte diesen an dem Wagebalken. Darauf wurde die Wage eingestellt und dann das ♂ in der normalen Copulationsstellung an einem frisch getöteten ♀ verankert, das mit den Beinen am Grund einer 1 cm hoch mit H_2O gefüllten Petrischale aufgeklebt war. Jetzt belastete ich den andern Wagebalken und ermittelte die Tragkraft als das Minimalgewicht in Grammen, das zur Ablösung der Haftscheiben vom Rücken des ♀ führte. Ich erhielt als Höchstwert: 2—3 g, d. h. eine Zahl, die nur etwa dem Lebendgewicht des Käfers gleichkommt.

Die große Abweichung zu den von HAUPT, PLATEAU und TÖRNE für die Tragkraft berechneten Werten erklärt sich unschwer dadurch, daß das Chitin des weiblichen Körpers eine bedeutend rauhere Fläche darstellt als die Glasplatten, mit denen die Autoren arbeiteten. In dieser Weise suspendierte Käfer sah auch ich 15 g und mehr tragen.

Biologische Bedeutung der Haftscheiben. Die Stärke der Haftkraft wird verständlich durch die Kenntnis der biologischen Bedeutung der Saugscheiben. Da sie ausschließlich ein Attribut der ♂♂ sind, kann ihr Charakter als Hilfsmittel bei der Begattung a priori nicht zweifelhaft sein, und in der Tat ermöglichen sie erst eine feste Vereinigung der Geschlechter in dem schlüpfrigen Element. Ein der Saugnäpfe beraubtes ♂ wäre zur Ausführung der Copula nicht imstande. Es würde von den sich stets nach der Ergreifung zunächst sehr spröde zeigenden ♀♀ sehr bald wieder abgeschüttelt werden. Sogar der Verlust nur einer Haftscheibe scheint das Zustandekommen einer Begattung zu gefährden. Es gelingt leichter einem Männchen mit nur einem Hinterbein, sich eines Weibchens zu bemächtigen, als dem eines Vordertarsus beraubten Bewerber. Das normale *Dytiscus*-♂ überfällt sein ♀ von oben her, ergreift es mit den Vorder- und Mittelbeinen, stellt sich blitzschnell mit ihm in gleicher Richtung ein und hat sich auf dem Rücken des überraschten Tieres in der Regel schon endgültig verankert, ehe dieses einen Versuch machen kann, sich der gewaltsamen Umklammerung zu entziehen. Die Haftscheiben der schräg nach vorn gewandten Vorderbeine werden den seitlichen Randpartien der Halsschildoberfläche derart aufgedrückt, daß die Krallen den Thoraxrand noch mit umklammern. Seltener kommen die Tarsen auf den Kopf des Weibchens zu liegen und verdecken die Augen. Zuweilen umgreifen sie und auch die Tibien den thoracalen Seitenrand und werden sternalen Partien aufgelegt. Die weit nach hinten ausgestreckten Mittelbeine umgreifen mit ihren Krallen den Seitenrand der Elytren etwa dort, wo ihr verwaschener gelber Schrägstreif ansetzt. Die schräg von hinten nach vorn und von außen nach innen gerichteten Tarsen liegen den Flügeldecken selbst auf in ihrem furchenfreien Abschnitt. In der unter Zugrundelegung einer RÉGIMBARTschen Figur (1877, Fig. 10) angefertigten Abbildung 11 ist diese Beinstellung des Männchens auf dem Rücken des Weibchens veranschaulicht.

Die Trennung der Geschlechter nach vollzogener Copula erfolgt, wie ich mit SIMMERMACHER (l. c. S. 484) feststellen konnte, in der Weise, daß das ♂ durch einen auf die Vorder- und Mitteltarsen ausgeübten Druck diese seitlich über den Körperrand des Weibchens hinaus zu verschieben sucht. In der Regel genügen dann einige ungleichmäßige Ruderstöße des linken und rechten Hinterbeins, um das ♂ völlig vom ♀ zu befreien. Sehr selten kommt es zu einer vorzeitigen Trennung, nämlich oft dann, wenn es dem widerwilligen ♀ gelingt, das Land zu erklimmen oder sich derart mit den Beinen in Wasserpflanzen zu verhaken, daß das ermüdete ♂ die Verbindung lösen muß, um seine Atemluft erneuern zu können.

Von den Autoren wurde mehrfach die Behauptung aufgestellt, daß die Haftscheiben neben ihrer Bedeutung für das Zustandekommen der Copula noch andere Aufgaben zu erfüllen haben. v. FRICKEN (1885, S. 91) schreibt allerdings: »Da nur das ♂ sie hat, so können sie auch nur den Zweck haben, zum Festsaugen auf geeigneten Körperstellen der Weibchen zu dienen«, und ähnliche Stellen finden sich in den Arbeiten einiger andrer Autoren. EVERTS (1903, Suppl., S. 60) bezeichnet die Vorderbeine des *Dytiscus* geradezu als »Pedes copulatorii«. KULMUS (1719, S. 594), FRISCH (1721, II., S. 33), GÖZE (1773, S. 93 und 1777, S. 607), BERGSTRÄSSER (1778, S. 3), GLASER (1857, S. 20 für *D. latissimus*), TASCHENBERG (1892, S. 49), WANKE (1902, S. 340) und TÖRNE (l. c. S. 442) versichern indessen die Verwendung der Haftscheiben beim Erjagen und Verzehren der Beute. Ich möchte die

Angaben der Fischer, daß die Käfer sich mit Hilfe der Haftapparate an lebende Fische anklammern, nicht bezweifeln, konnte aber in Gefangenschaft dergleichen nicht beobachten. Recht unwahrscheinlich klingt indessen WANKES Vermutung, daß die ♂♂ sich ihrer Haftapparate auch zum Klettern bedienen möchten. Die Meinung ALDROVANDIS (1602, S. 707) und KULMUS' (1719, S. 594), die Scheiben seien zum Schwimmen »bequemlicher«, bedarf wohl nicht der Widerlegung. WEST (l. c. S. 413) sah ein ♂ mit einer *Paludina*-Schale verankert umherschwimmen. Dieser Fall dürfte mit der von mir oft beobachteten Erscheinung auf gleicher Stufe stehen, daß die Käfer zufällig ihre Haftscheiben auf einen glatten Gegenstand aufsetzen und sich, wenn dieser nicht festliegt, oft nur schwer wieder befreien können. Unter Umständen kann ihre Haftkraft den Tieren sogar verderblich werden, nämlich dann, wenn es ihnen nicht gelingt, die einmal eingegangene Verbindung mit der Unterlage zu lösen. Die Tiere sterben dann den Erstickungstod; doch dürften derartige Fälle sich auf geschwächte Individuen in der Gefangenschaft beschränken. Hierher gehört wohl auch DONNDORFFS (l. c. S. 732) seltsame Notiz über die Käfer, . . .»wenn sie im Glase sterben wollen, hängen sie sich manchmal an die Seiten desselben mit diesen Patellen auf . . .« Alles in allem genommen scheint mir den Haftscheiben außer ihrer Aufgabe, als sexuelle Hilfsapparate zu dienen, ernstlich keine andre Bedeutung zuzukommen.

Marburg, im Dezember 1911.

Literaturverzeichnis.

1602. U. ALDROVANDI, De animalibus insectis, libri septem, cum singulorum iconibus ad vivum expressis. Bononia.

1719. J. KULMUS, Von dem Wasser- oder Fisch-Käfer, als einem bisher unbekandten Fisch-Rauber. In: Sammlung von Natur- und Medizin wie auch . . . Kunst- und Literatur-Geschichten v. einig. Bresslauischen Nat. Curios. und Medicis. Breslau 1720. Cl. IV. Art. IX. S. 593—596.

1721. J. FRISCH, Beschr. v. allerley Insekten in Teutschland etc. Berlin 1720 bis 1738. II. Teil.

1749. A. RÖSEL, Der monatlich herausgegebenen Insektenbelustigungen. 2. Theil. Nürnberg.

1773. J. GÖTZE, Der wunderbare Bau der Kniescheibe, an dem Fuße eines Wasserkäfers. In: Neue Mannigfaltigkeiten, eine gemeinnützige Wochenschrift. 1. Jahrg. Berlin 1774. 6. Woche. S. 81—95.

1774. C. DEGEER, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. IV. Stockholm.

1775. J. Göze, . . . Müllers Beobachtungen über einige . . . Thiere etc. Mit Anm. In: Naturforscher, 7. Stck. Halle. S. 99—100.

1777. J. Goeze, Entomologische Beitr. zu . . . Linnés 12. Ausg. d. Natursystems. Leipzig. I. Theil.

1778. J. Bergsträsser, Nomenclatur und Beschreibung der Insecten in der Grafschaft Hanau-Münzenberg. 1. Jahrg. Hanau.

1785. C. Jablonsky, Natursystem aller bekannten in- und ausländischen Insekten. Käfer: I. Theil. Berlin.

1796. E. Donovan, The Natural History of British Insects; explaining them in their several states etc. Vol. V. London.

1798. W. Derham, Physicotheologie usw. Hamburg (?). Bd. II. S. 289 (cit. nach West).

1799. J. Donndorff, Europäische Fauna oder Naturgeschichte der europ. Thiere usw. Angef. v. J. A. E. Goeze. Bd. VIII. Käfer. Leipzig.

1823. E. Home, The feet of different Insects (Dytiscus, Gryllus). In: Lectures on comparative anatomy. London. Bd. IV, Tab. LXXXIII. Fig. 1 bis 17. (Gute Abbildungen der Tarsen und Näpfe.)

1828. Kirby and W. Spence, An Introduction to Entomology. 5. ed. London. Bd. III. p. 693.

1835. Brullé, A. et V. Audouin, Histoire Naturelle des Insectes. Paris, T. V Coléoptères II. p. 187.

1838. J. Westwood, An Introduction to the Modern Classification of Insects. London. Vol. I. p. 96.

1841. Jg. Schiödte, Genera og Species af Danmarks Eleutherata etc. Bd. I. 1. 2. Deel. Kjöbenhavn. (Ab 1840.)

1855. Hepworth. (Titel?). In: Quarterly Journal of Microsc. Science. III. p. 312.

1857. L. Glaser, Naturgeschichte der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der bei uns einheimischen etc. Cassel.

1859. Gosse. (Titel?). In: Evenings at the Microscope. p. 131—143 (nach West eine brauchbare Arbeit über die Haftscheiben von Dytiscus).

1861. West Tuffen, The foot of the fly; its structure and action: elucidated by comparison with the feet of other Insects etc. Part I. In: Transactions of the L. Society of London. Vol. XXIII. London p. 393—421. Tab. XLI—XLIII.

1870. W. v. Fricken, Die Käfer des Wassers. In: Natur u. Offenbarung. Münster. Bd. XVI. S. 470—480 und 498—504.

1871. B. Lowne, On the so-called Suckers of Dytiscus and the Pulvilli of Insects. In: Monthly Microscopical Journal: Trans. R. Micr. Soc. London. Vol. V. p. 267—271. Tab. LXXXIX

1872. F. Plateau, Un mot sur le mode d'adhérence des mâles de Dytiscides aux femelles pendant l'acte de l'accouplement. In: Ann. Soc. Entom. Belgique. Bruxelles 1871—1872. T. XV. p. 205—212.

1877. M. Régimbart, Recherches sur les organes copulateurs et sur les fonctions génitales dans le genre Dytiscus. In: Ann. Soc. Entom. France. Paris 1877. 5. ser. T. VII. p. 263—274 u. Pl. VI.

1878. G. Haller, Die Chitinorgane an der Saugplatte der Vorderfüße bei den Dytiscusmännchen. In: Archiv für Naturgeschichte. 44. Jahrg. Bd. I. Berlin 1878. S. 96—99.

1879. L. Camerano, Ricerche intorno alla struttura dei peli-ventose dei tarsi dei Coleotteri. In: Atti R. Accad. delle Science di Torino. Vol. XIV. 20 S. 2 Taf.

1884. G. Simmermacher, Untersuchungen über Haftapparate an Tarsalgliedern von Insekten. In: Zeitschrift f. wiss. Zool. Leipzig. Bd. XL. S. 481 bis 556.

1885. V. Graber, Über die Mechanik des Insektenkörpers. In: Biolog. Centralblatt. Erlangen. Bd. IV. S. 560—570.

1885. H. Dewitz, Weitere Mittheilungen über das Klettern von Insecten an glatten Flächen. In: Zool. Anz. Leipzig. Bd. VIII. S. 157—159.

1885. C. Emery, Fortbewegung von Tieren an senkrechten und überhängenden glatten Flächen. In: Biol. Centralbl. Erlangen. Bd. IV. S. 438—443. (Referat.)

1888. W. v. Fricken, Entwickelung, Athmung und Lebensweise der Gattung Hydrophilus. Ein auf d. 60. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte gehaltener Vortrag. In: Natur u. Offenbarung. Münster 1888. Bd. XXXIV. S. 30—37.

1892. E. Taschenberg, Die Insekten, Tausendfüßer und Spinnen. In: Brehms Tierleben. Bd. X. Leipzig u. Wien.

1902. Wanke. Unser gefährlichster Brutschädling. In: Allgemeine Fischereizeitung. 27. Jahrg. Nr. 18. S. 340—343.

1903. W. Biedermann, Geformte Sekrete. In: Zeit. allg. Physiolog. II. 1903. S. 395—481. Tab. III—VI.

1903. J. Everts, Coleoptera Neerlandica. Suppl. Lichaamsbouw, ontwikkeling en verblijf. ’s-Gravenhage.

1907. H. Haupt, Zur Biologie des Gelbrandes (Dytiscus). In: Wochenschr. Aquarien- und Terrarienkunde. Braunschweig. 4. Jahrg. S. 430—431.

1909. W. Schurig, Biologische Experimente nebst einem Anhang. Mikroskopische Technik. Leipzig.

1910. O. Törne, Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Jena. Bd. XXIX. S. 415—448. Taf. XXXIV—XXXV.

1911. H. Blunck, Zur Kenntnis der Natur und Herkunft des »milchigen Secrets« am Prothorax des Dytiscus marginalis L. In: Zool. Anz. Leipzig Bd. XXXVIII. S. 112—113.

1911. J. Chatanay, Sur le tarse des Dytiscides. Essai de Morphologie comparée. In: Ann. Soc. Entom. France. Bd. LXXIX. Jahrg. 1910. Paris 1911. p. 395—466 u. tab. VIII—XV.

Die Schreckdrüsen des Dytiscus und ihr Secret.

I. Teil.

Von

Hans Blunck.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 9 Figuren im Text.

Die bekannte Erscheinung des Austritts einer milchweißen Flüssigkeit aus dem Thoraxrand eines beunruhigten *Dytiscus* hat wiederholt und auch in neuester Zeit zu Untersuchungen über die Natur und Herkunft dieses Secrets angeregt, ohne daß es bisher gelungen wäre, Klarheit zu schaffen. Die Widersprüche in den Angaben über den Secretherd, in den Resultaten der physikalisch-chemischen Analysen und in den Mutmaßungen über die biologische Bedeutung der Flüssigkeit regten mich zu einer Neubearbeitung des Themas an, deren Ergebnisse im vorliegenden Aufsatz niedergelegt sind. Das wesentlichste aus meinen Befunden konnte ich bereits an andrer Stelle kurz mitteilen (Blunck 1911)[1].

Ich studierte eingehend die Anatomie des secretorischen Apparats, die physikalisch chemische Natur der Flüssigkeit dagegen nur insoweit, als die Kenntnis dieser Eigenschaften zur Beantwortung der Frage nach der biologischen Bedeutung des Secrets beitragen konnte. Die relativ umfangreiche Literatur, an deren Zusammenstellung es bisher fehlte, findet ausgedehnte Berücksichtigung.

Lage und Bau des Secretherdes.

Die älteren Autoren haben sich mit der Frage nach dem Bau des secretorischen Apparates nicht befaßt und beschränken sich auf kurze, die Lage der Austrittsporen betreffende, untereinander aber sehr widerspruchsreiche Angaben. Frisch (1721, S. 35) läßt das »weiße

---

[1] Der Titel der citierten Arbeiten ist an der Hand der hinter den Autornamen beigefügten Zahlen aus dem Literaturverzeichnis am Schluß des Aufsatzes zu ersehen.

Tröpflein« aus dem After abgehen, Roesel (1749, S. 16) sieht bei der *Dytiscus* nahestehenden Gattung *Cybister* »eine bläuliche Materie zwischen dem Halsschild hervorfließen«. Burmeister (1832, S. 418) spricht von einer »milchigen Absonderung der Gelenkhäute zwischen Kopf, Prothorax und Mesothorax« des Gelbrands. Nach Lacordaire (1838, Bd. II, S. 136) soll bei den Dytisciden und Gyriniden das Secret auch zwischen dem Metathorax und dem Abdomen ausquellen. Die weitaus meisten neueren Autoren [v. Fricken (1870, S. 474), Harting (1870, S. 84), Ackermann (1871, S. 19), Kittel (1873, S. 176), Oudemans (1899, S. 643), Everts (1903, Suppl., S. 106) und Reuss (1906, S. 264)] wollen den Austritt der Flüssigkeit am Vorder- und Hinterrande des Prothorax beobachtet haben. Plateau (1876, S. 2), der Herkunft und Funktion des Secrets zum Gegenstand einer größeren Arbeit machte, glaubt feststellen zu müssen, «que le liquide laiteux ne suinte qu'à l'articulation entre le prothorax et la tête», daß daneben aber «un liquide jaune se montre entre le méso — et le métathorax». Auch Faust (1906, S. 216) und Haupt (1907, Nr. 35) geben an, daß die fragliche Substanz ausschließlich im Bereich der Nackenhaut abgeschieden wird. Ganz allein steht Törne (1910, S. 438—439), der in einer vor kurzem erschienenen Arbeit die Ansicht vertritt, das milchweiße Secret trete an allen Körperteilen des Käfers aus, werde jedoch allein am Thorax sichtbar, weil »der Prothorax diejenige Region des Körpers ist, von deren Oberfläche das Wasser am schnellsten abfließt. Das hier durch die Poren entleerte Secret wird also fast ganz ohne Beimischung von Wasser bleiben, während am Bauch und an den Beinen das hierher zusammengelaufene Wasser ein Sichtbarwerden des auch hier vielleicht sehr reichlich austretenden Secrets verhindern muß«.

Meine eigenen Beobachtungen konnten für diese Hypothese ebensowenig wie für die Angaben aller übrigen Autoren mit Ausnahme von Plateau, Faust und Haupt eine Bestätigung erbringen. Wenn bei einem frisch getöteten und nach der Dekapitierung in der Rückenlage fixierten Gelbrand ein Zug auf die Nackenhaut ausgeübt wird, so sieht man unterm Binocular an zwei kleinen zahnartigen Vorsprüngen des nach unten und rückwärts in scharfem Winkel eingeschlagenen Notumrandes (*z* in Fig. 1 u. 2) das weiße Secret aus einem schmalen horizontalen Spalt austreten. Dank ihrer physikalischen Eigenschaften verbreitet sich die Flüssigkeit am lebenden Tier von hier über die Nackenhaut und weiter ventral und dorsal über die ganze Fläche des Prothorax. Bei oberflächlicher Beobachtung entsteht so leicht der von den meisten Autoren gewonnene Eindruck eines zweiten Secretionsherdes auf der Grenze von Pro- und Mesothorax. Verhinderte ich dagegen künstlich das Abfließen des im Nacken des Käfers ausquellenden Secrets, so war in keinem Falle am Hinterrande des Halsschildes oder an irgendeiner andern Körperstelle eine der in Rede stehenden ähnliche Flüssigkeit zu beobachten, auch dann nicht, wenn der Käfer vorher sorgfältig abgetrocknet war, also die wesentlichste Voraussetzung für Törnes Auffassung fortfiel. Ich halte mich daher zur Aufstellung des Satzes für berechtigt: Die milchweiße Flüssigkeit tritt bei *Dytiscus* nur auf der Grenze von Prothorax und Nackenhaut aus.

Über den eigentlichen Secretherd finde ich in der Literatur nur unbefriedigende Angaben. Die Unsicherheit über die Lage der Excretionsstellen mußte das Auffinden der secretorischen Elemente erschweren. Die erste und zugleich die ausführlichste Mitteilung dieser Art findet sich in Schiödtes bedeutsamem Werk »Genera og Species af Danmarks Eleutherata[1] (1841, S. 395 u. 412). Ich gebe die bisher von keiner Seite beachtete Auslassung des dänischen Autors über »Saeregne (eigentümliche) Afsondringsorganer« hier im Wortlaut wieder: »Jeg har i Byststykket fundet to Par tverliggende, smalle, paereformige[2], udefter tilspidsede, tyndhudede, udenpaa undertiden ujevnt kornede[3], Saekke af hvidguul[4] Farve, som ligge, förste Par under Forryggens Spidse, andet Par under Mellemryggens, og som saerskilt[5] aabne sig i Leddehudene med en lille Gruppe af punktformige Huller paa hver Side; Aabningerne ere yderst smaa men kjendelige paa en rustagtig[6] Farve. Det er i disse Saekke at den melkevhide Vaedske[7] findes, og igjennem Aabningerne udtömmes[8] den. Om der desuden[9] findes saeregne[10] afsondrende Organer, eller om Saekkene, foruden at opbehaeve Vaedsken, tillige[11] afsondre den, har jeg endnu ikke kunnet afgjöre[12].« Schiödte läßt demnach die Frage nach dem eigentlichen Secretionsherd noch offen. Eine kurze Notiz Hartings (1870, S. 84) von »glandulae odoriferae onder de ligchaamsbekledselen« bei *Dytiscus* und eine inhaltlich das Gleiche besagende Bemerkung **Haupts** (l. c. S. 35) scheinen mit **Schiödtes** Mitteilung in keiner Beziehung zu stehen. Beide gehen aber wie dieser von der Voraussetzung zusammengesetzter Drüsen im Thorax aus. **Plateau** (l. c. S. 3) dagegen leugnet das Vorkommen von Komplexdrüsen in der Vorderbrust, und auch **Leydig** (1876, Anm. 1 auf S. 235 und 1891, S. 53) fand, obgleich er »mehr als einmal nach besonderen Drüsen gesucht hat, welche als Bereitungsstätte des Secrets angesehen werden könnten«, im Prothorax immer nur die durch ihn erst in ihrem feineren Bau bekannt gewordenen einzelligen Hautdrüsen. Während indessen **Plateau** in diesen den secretorischen Apparat gefunden zu haben glaubt, kommt **Leydig** zu der Auffassung, »die Hautdrüsen sind es schwerlich, welche die milchige Flüssigkeit bereiten.« Er wirft die Frage auf, ob nicht am Ende hier in ähnlicher Weise wie bei den Pulmonaten Abschnitte des Fettkörpers in physiologischem Sinne zu Drüsen geworden sind. **Törne** (l. c. S. 438—439) geht wie **Plateau** von der Ansicht aus, daß es sich bei der milchigweißen Flüssigkeit um das Secret echter Drüsen handelt. »Andere Drüsen als die beschriebenen einzelligen, — d. h. die Hautdrüsen, Verf. —, kommen hier nicht in Betracht, mir sind wenigstens bei *Dytiscus* keine bekannt geworden. Somit sind sie es, die das Sekret liefern. Es sind ihrer im Prothorax so viele, daß sie sehr gut ein solches Quantum Flüssigkeit liefern können, wenn sie alle gleichzeitig ihren Inhalt entleeren. Dazu kommt noch, daß im Prothorax besonders zahlreiche Drüsen nebeneinander münden. Nicht nur auf der Oberseite und am Rande des Halsschildes münden zahlreiche Drüsen, auch unter der dünnen Chitinhaut, die Prothorax und Kopf verbindet, liegen zwei große runde Plaques, jeder aus mehreren 100 Drüsen zusammengesetzt, deren Mündungen auf zwei Stellen rechts und links von der Mittellinie auf der Dorsalseite der Nackenhaut liegen. **Holste** (1910, S. 441), der gleichzeitig mit mir im Marburger zoologischen Institut an *Dytiscus* arbeitete, schaltet seiner letzthin erschienenen Dissertation über das Nervensystem einige Bemerkungen über die Drüsen im Prothorax des Gelbrands ein und sagt über den »weißen, milchartigen Saft«: »Produziert wird dieser Saft im ganzen Prothorax überall da, wo zwischen den Muskeln und der Chitindecke des Brustringes Lücken bleiben.« Verfasser beschreibt kurz Drüsenanhäufungen in den sternalen Partien und fährt fort: »Die Hauptmasse der Drüsen lagert aber quer unter dem Vorderrande des Rückenschildes, und hier liegt auch jederseits ein großer Drüsensack, in dem das Secret der Drüsen aufgespeichert wird, mit dem sie oft ganz prall angefüllt sind . . . Der Drüsensack besitzt auch einen Ausführungsgang an dem vorderen umgeschlagenen Rand des Rückenschildes und erstreckt sich längs des vorderen Randes desselben.«

---

[1] Es kann nicht oft genug auf den Wert dieses vom Auslande zu keiner Zeit gebührend gewürdigten Werkes hingewiesen werden. Der Verfasser bietet in seiner Darstellung, die Systematik, Anatomie und Biologie der Käfer gleichmäßig berücksichtigt, eine Fülle von selbstgesammeltem und zuverlässigem Material, das auch heute noch nicht verarbeitet ist.

[2] birnförmige, [3] unregelmäßig gekörnt, [4] weißgelb, [5] gesondert, [6] rostartig, [7] milchweiße Flüssigkeit. [8] ausströmt, [9] außerdem, [10] besondere, [11] gleichzeitig, [12] entscheiden.

Es steht sonach — wenn man von einer unhaltbaren Vermutung v. Fürths (1903, S. 365), das Secret möge als ausgetretenes Blut zu deuten sein, und der nicht beweisbaren Hypothese Leydigs absieht — den Angaben über specifische Komplexdrüsen im Prothorax die Ansicht der meisten jüngeren Autoren gegenüber, daß solche Bildungen fehlen, und daß den einzelligen Hautdrüsen die Produktion der milchweißen Flüssigkeit zuzuschreiben ist.

Meine eignen Untersuchungen führten mich auf die ältere, von Schiödte begründete Auffassung zurück. Ich arbeitete mit frischem Material, dessen Untersuchung mir wertvolle Aufschlüsse über manche, bei der Konservierung verlorengehende Details gab, ich studierte ferner ungefärbte oder mit Alauncarmin tingierte Totalpräparate sowie mit Hämatoxylin behandelte Schnittserien, die aus mit heißem Sublimatalkohol konservierten, in der üblichen Weise gehärteten und in Paraffin eingebetteten Teilstücken des Prothorax gewonnen wurden. Mit Hilfe dieser Methoden kam ich zu folgenden Ergebnissen:

Am Vorderrande des Prothorax liegt unmittelbar unter der Rückenhaut, zum Teil unter dem nach unten und rückwärts in scharfem Winkel eingeschlagenen Notumrande versteckt, jederseits, von einigen Tracheenästen umsponnen und von den γ- und ε-Ästen des Nervus coxalis anterior prothoracis (Holste, l. c. S. 440—443) versorgt, ein im Corpus adiposum eingebetteter, von diesem sich durch seine mehr weißliche Färbung schwach abhebender Drüsenkomplex. Dieser läßt sich nicht in einzellige Hautdrüsen auflösen, sondern jeder für sich stellt ein geschlossenes Organsystem dar. Dieses zerfällt in einen secretorischen Teil und eine Sammelblase.

Letztere erscheint in gefülltem Zustand als ein querübergestreckter, etwa bohnenförmiger, 3,5 mm langer und 1,4 mm breiter Sack, dessen Gestalt und Lage aus Fig. 1 zu ersehen ist. Diese zeigt die Rückendecke des Prothorax von innen gesehen. Die sternalen Partien und alle Weichteile wurden bis auf die prall gefüllten Säcke a_1 und a_2 entfernt. Beide bergen die umstrittene weiße Flüssigkeit. Soweit decken sich meine Befunde über Gestalt und Lage des Secretbehälters durchaus mit den oben mitgeteilten Angaben Schiödtes und Holstes. Im Gegensatz zu beiden Autoren muß ich aber betonen, daß das Secret sich ausschließlich in diesen Säcken nachweisen läßt und daß die Säcke sich nicht in einer kleinen Gruppe punktförmiger Öffnungen in der Intersegmentalhaut öffnen. Sie münden direkt, also ohne abgesetzten Ausführungsgang auf ihrer Breitseite an den bereits oben erwähnten Zähnchen *z* (Fig. 1 u. 2) des eingeschlagenen Notumrandes in einem schmalen Spalt nach außen. Schiödte dürfte durch ein etwas außerhalb dieser Stelle in der Nackenhaut gelegenes rostbraunes Feld von Sinneshaaren getäuscht worden sein.

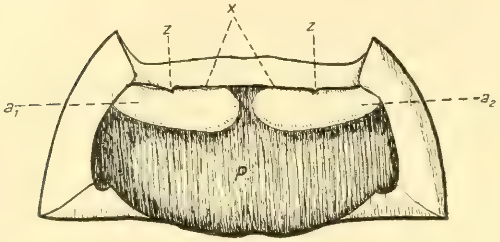


Fig. 1.

Rückendecke *P* des Prothorax von innen gesehen mit den Komplexdrüsen a_1 und a_2, die bei *z* am umgeschlagenen Notumrand *x* münden. Vergr. 4 : 1.

Die Wandung des Sammelbehälters besteht aus einem einschichtigen Epithel (*Ep* in Fig. 6 u. 7), das in die Körperhypodermis übergeht und wie diese die Cuticula, eine chitinöse Intima (*s* in Fig. 6 u. 7) abgeschieden hat. Diese ist unregelmäßig längs und quer gefaltet und auf der dem Kopf abgewandten Seite etwas dicker als in den der Sackmündung genäherten Partien. Bei älteren Käfern sind die Epithelzellen bis auf ihre Kerne rückgebildet. Die Histologie des Reservoirs legt nahe, dieses als eine Falte der Hypodermis und der Cuticula aufzufassen.

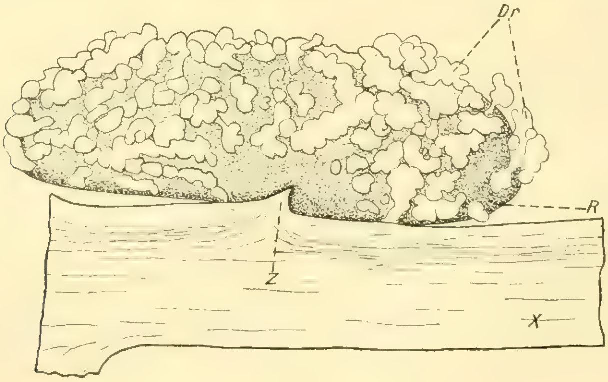


Fig. 2.

Rechte Komplexdrüse, bei *z* am umgeschlagenen Notumrand *x* mündend. *Dr*, die secretorischen Elemente, welche dem Reservoir *R* aufliegen. Vergr. 20 : 1.

Die secretorischen Elemente treten gegenüber dem Sammelapparat an Umfang zurück. Sie bestehen aus großen Drüsenzellen, die sich mehr oder minder zahlreich zu Komplexen von wechselnder Größe zusammenschließen und der Wandung des Sammelbehälters aufliegen. Diese Zellhaufen stehen untereinander nicht in Verbindung, schließen sich aber auf der dem Notum zugekehrten Reservoirhälfte so dicht zusammen, daß sie die Sackwand zum großen Teil verdecken, während auf der unteren Hälfte und auf den dem Excretionsporus genäherten Partien die Drüsenzellen fast fehlen. Fig. 2 ist nach dem Totalpräparat einer Drüse der rechtsseitigen Körperhälfte gefertigt und zeigt bei 20facher Vergrößerung außer einem Stück des pronotalen Vorderrandes mit dem Zähnchen *z* die Sammelblase *R* und die secretierenden Zellkomplexe *Dr.* Jede Drüsenzelle zeigt im wesentlichen dieselbe so überaus charakteristische histologische Struktur, wie sie den einzelligen Hautdrüsen zugrunde liegt. Die Gestalt der Zellen wechselt, die wenigen isoliertliegenden nehmen Ellipsoid- oder Kugelform an, während bei allen übrigen sich die Wände durch den Druck der Nachbarzellen abplatten. Jede Zelle besitzt außer dem großen Kern mit einem an frischem Material sehr deutlich zu erkennenden Nucleolus in dem sehr reichlichen Protoplasma noch eine eigenartige intracelluläre Differenzierung, die ich als Binnenblase bezeichnen möchte. Sie erscheint als ein ellipsoides, stark lichtbrechendes Gebilde mit dicker, radiär gestreifter Wandung und einem von einer chitinösen Pellicula begrenzten engen Lumen, das in einen die Zelle verlassenden, ebenfalls chitinösen Kanal übergeht.

Insoweit stimmen diese Zellen in ihrer Histologie durchaus mit den über den ganzen Körper verteilten einzelligen Hautdrüsen überein. Sie unterscheiden sich von ihnen aber dadurch, daß ihre Kerne verhältnismäßig größer sind, der plasmatische Teil der Zelle an Masse mehr hervortritt und eine dichtere Struktur zeigt, daß der ellipsoide Körper bedeutend kleiner ist und eine radiäre Streifung nicht so klar erkennen läßt. Diese histologischen Details sind bereits bei schwacher Vergrößerung (70 : 1) in Fig. 6 erkennbar, in der der Drüsenzellenbelag *G.D*, der Sackwand und gleichzeitig ein paar Hautdrüsen *H.D* eingezeichnet sind. Fig. 7 greift einen kleineren Abschnitt der Sackwand und ihre Drüsen bei stärkerer Vergrößerung (350 : 1) heraus. Hier wird das Überwiegen der Binnenblase *E* in den einzelligen Hautdrüsen *H.D* gegenüber dem gleichen Gebilde in den das Milchsecret secernierenden Zellen *G.D* und die dichtere Struktur ihres Cytoplasmas besonders deutlich. Eine scharfe Grenze zwischen diesen Drüsen und allen einzelligen Hautdrüsen wird weiter dadurch gezogen, daß erstere nicht direkt nach außen münden. Ihre Ausführungsgänge (*G* in Fig. 3 u. 7) vereinigen sich vielmehr zu mehr oder minder starken Bündeln, in denen die Elemente getrennt und parallel nebeneinander herlaufen. Diese Drüsenkanalbündel (*Bd* in Fig. 3, 4, 6 u. 7) sind von einer zelligen Hülle mit wenigen, langgestreckten Kernen (*B.K* in Fig. 3, s. auch Fig. 7) umkleidet. Sie können eine bedeutende Länge erreichen und ziehen zur Sackwand, wo die Kanäle münden. Die secretorischen Zellkomplexe stehen demnach nicht in starrer Verbindung mit der Sammelblase, sondern behalten gegenüber ihrer Unterlage eine gewisse Bewegungsfreiheit. Fig. 3 gibt ein nach einem aufgehellten Totalpräparat gefertigtes Übersichtsbild eines kleinen Drüsenkomplexes *D.K*, der durch den Strang *Bd* mit der Sackwand *s* verbunden ist. Das in den Drüsenzellen *D.Z* produzierte Secret sammelt sich in der Binnenblase *E* und wird durch die Kanäle *G* abgeführt (Vergr. 60 : 1). Sehr selten vereinigen sich weniger als vier Drüsengänge zu einem Strang, in der Regel 8, 10, 20, 40 und mehr. Die Mündungsstellen erscheinen demnach auf der Sackwand, wie in Fig. 5 nach einem Aufsichtsbild bei 250facher Vergrößerung wiedergegeben ist, als größere und kleinere Kreise *K* mit entsprechend vielen, von einem Plasmahof umkleideten Poren *G*. Eine schmale Zone um die Strangmündungen ist gegen die übrige Sackwand ziemlich scharf abgesetzt (Fig. 4 u. 5). Nicht

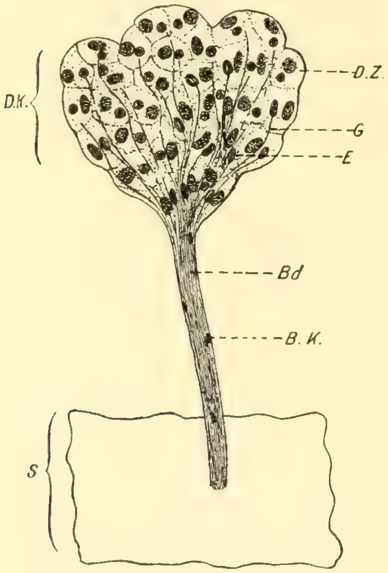


Fig. 3.

Secretorischer Zellkomplex *D.K*, der durch den Strang *Bd* in das Reservoir *S* mündet. *D.Z*, Drüsenzelle mit der Binnenblase *E* und dem Ausfuhrkanal *G*. *B.K*, Kerne der Begleitzellen. Schematisiert.

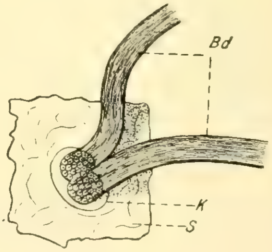


Fig. 4.

Zwei Kanalbündel *Bd* mit einem gemeinsamen Hof *K*, in das Reservoir *S* mündend. Nach einem Totalpräparat.

selten fallen die Mündungen zwei bis dreier Stränge (s. Fig. 5 bei *j*) so nahe zusammen, daß sie von einer gemeinsamen Grenzzone umgriffen werden. Fig. 4 dient vornehmlich der Veranschaulichung dieser Erscheinung (Bezeichnungen wie oben, Vergr. 230 : 1). Ein Homologon zu den beschriebenen Strangbündeln der Ausführungsgänge findet sich übrigens bei den Pygidialdrüsen einiger Käfer. Dierckx beschreibt (1901, 2. mém. Taf. I, Fig. 4, 5 u. 15), wie bei *Pheropsophus* und *Brachynus crepitans* L. die ableitenden Gänge der secernierenden Zellen zu ganz ähnlichen Strängen zusammentreten.

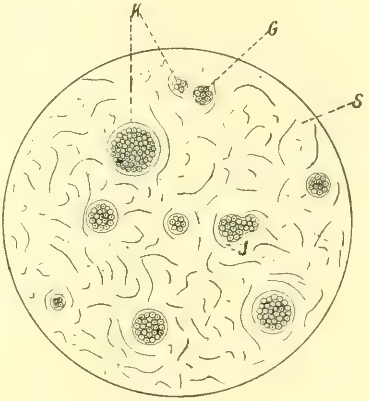


Fig. 5.
Aufsichtsbild der Reservoirwandung *S* mit den von dem Hof *K* umgrenzten Kanalmündungen *G*. Bei *j* zwei Kanalbündel mit gemeinsamer Grenzzone. Nach dem Leben.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß man die das weiße Secret des *Dytiscus* liefernden Elemente nicht mit Törne als aus einzelligen Hautdrüsen zusammengesetzte »Plaques« ansprechen darf, sondern daß sie mit ihrem Sammelapparat ein Organ bilden, welches als Komplexdrüse zu bezeichnen und in dem von Berlese (1909, S. 493 bis 496) aufgestellten System der Drüsentypen unter die »pluricelluli composte« einzureihen ist. Unter den drei Untertypen dieser Kategorie nähern sich die prothoracalen Komplexdrüsen des *Dytiscus* sehr dem von Berlese als Fig. 554 *B* abgebildeten und hier mit kleinen Abänderungen als Fig. 9 kopierten Schema. Hier wie dort secernieren Zellen mit den Kernen *n* in ihrem radiär strukturierten Bezirk *G.D.* das durch die Kanäle *G* in die Sammelblase *S* übertretende Secret. Hier wie dort besitzt letztere eine von einem flachen Epithel *Ep* gebildete Wandung, das eine chitinöse Intima *s* abgeschieden hat und in die Hypodermis *Hyp* mit ihrem Chitin *n* übergeht. Wenn man von den von Berlese gezeichneten und in diesem Spezialfall fehlenden, die Intima verstärkenden Rippen und Zähnen *v* absieht, unterscheiden die prothoracalen Komplexdrüsen des *Dytiscus* sich von dem in der Kopie wiedergegebenen Grundtypus nur dadurch, daß bei letzterem die secernierenden Zellen der Sackwand unmittelbar aufliegen und daß ihre Ausführungsgänge sich nicht zu Bündeln vereinigen.

Über die Verbreitung prothoracaler Komplexdrüsen bei Coleopteren konnte ich in der Literatur nur sehr spärliche Angaben finden. Da nicht nur *Dytiscus marginalis* L., der mir zur Untersuchung vorlag, sondern auch die mir bekannten andern Species der Gattung sowie zahlreiche kleinere Vertreter der Dytisciden, als *Acilius, Agabus* und auch *Cybister,* ein milchiges Secret aus der Vorderbrust abgeben, darf man indessen wohl bei allen diesen Formen auf gleichartige Secretionsherde schließen. Untersuchungen liegen darüber nicht vor.

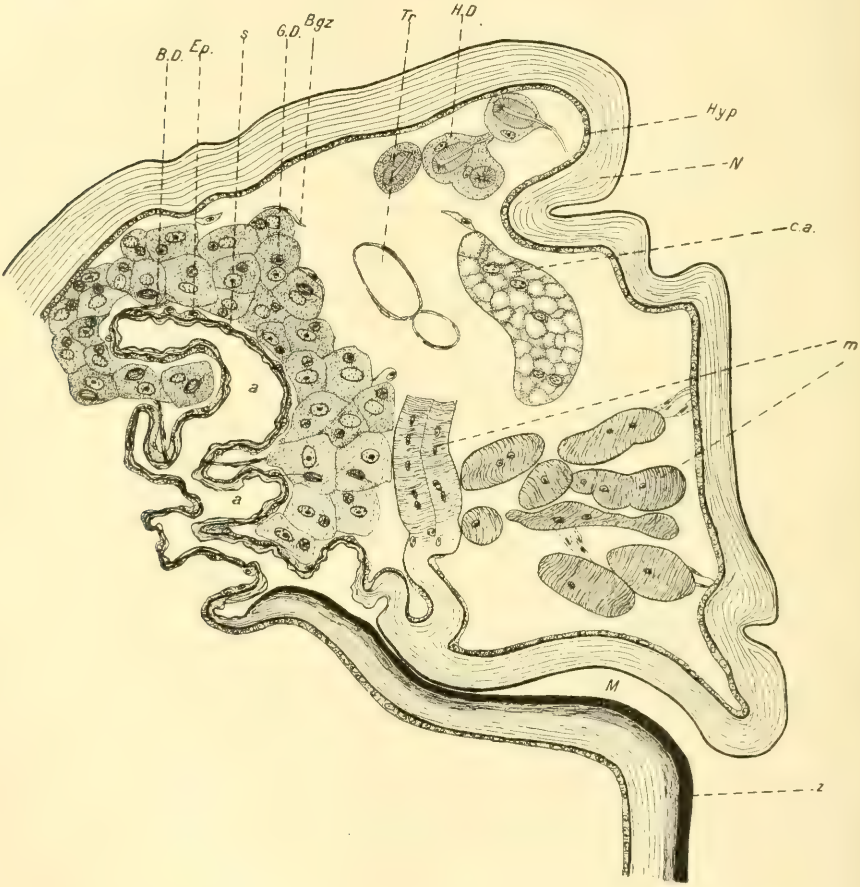


Fig. 6.

Sagittalschnitt durch eine Komplexdrüse auf der Höhe der Mündungsstelle *M*; die dorsal von der Nackenhaut *N* mit der Hypodermis *Hyp* ventral von dem Zähnchen *z* begrenzt wird. *m*, Muskeln; *c.a*, Corpus adiposum; *Tr*, Trachee, *H.D*, einzellige Hautdrüsen; *a*, Lumen der Sammelblase *s* mit dem Epithel *Ep*. *G.D*, die secretorischen Elemente der Komplexdrüse. *B.D*, Kanalbündel; *Bgz*, Begleitzellen. Vergr. 70 : 1.

Ebensowenig sind thoracale Komplexdrüsen meines Wissens bei Imagines aus andern Coleopterenfamilien bekannt geworden. Die ventral mündenden Drüsen bei *Malachius* dürften nicht hierher gehören. Dagegen beschrieb Claus (1861, S. 309—314) bereits 1861 aus der Larve von *Lina Populi* segmental angeordnete, über den Thorax und das ganze Abdomen verteilte Drüsen, die verwandte Züge zu den oben beschriebenen aufweisen und hier noch dadurch interessant werden, daß bei ihnen nach Berlese (S. 527) ein nicht zu den Elementen der Sackwand gehöriger Muskel in ganz ähnlicher Weise zur Entleerung beiträgt, wie ich es weiter unten für *Dytiscus* noch auszuführen habe. Aus den von Giacosa (1891) und Georgevitsch (1889, S. 256—261) vorliegenden Angaben über Thoracaldrüsen bei den Larven von *Agelastica Alni* und *Ocypus olens* konnte ich kein klares Bild von den Drüsentypen dieser Formen gewinnen.

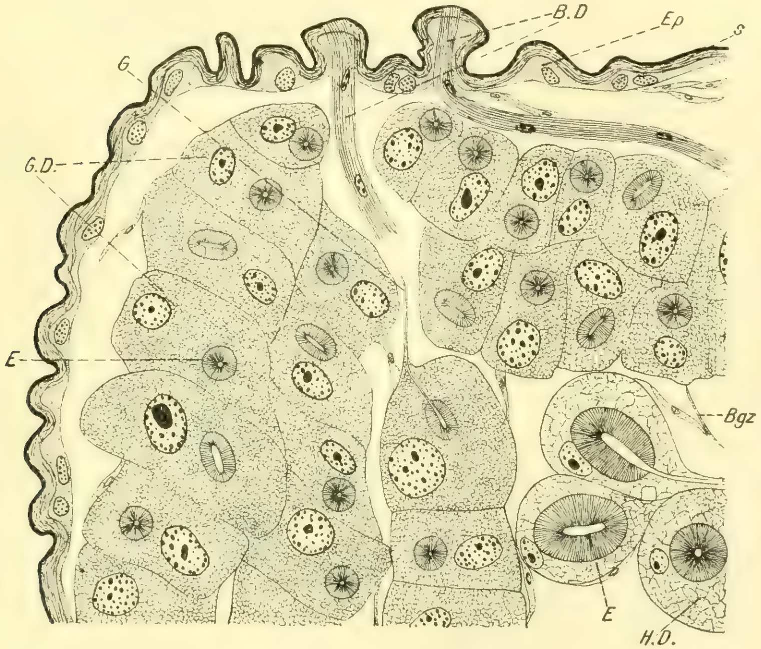


Fig. 7.

Kleinerer Abschnitt der Sackwand *s* mit ihren Drüsenzellen. Bezeichnungen wie bei Fig. 6. Vergr. 350 : 1.

Bei der Larve des *Dytiscus* suchte ich im Thorax vergeblich nach Komplexdrüsen. Da bei ihr auch keine dem Prothoracalsecret der

Imago vergleichbare Abscheidung beobachtet wurde, ist die Ausbildung des entsprechenden Drüsenapparates auch nicht gerade wahrscheinlich.

Ich habe noch mit einigen Worten auf den Entleerungsmechanismus der Sammelblase einzugehen. Das milchweiße Secret bei *Dytiscus* wird nicht permanent wie die Produkte der einzelligen Hautdrüsen nach außen abgegeben, sondern intermittierend unter von äußeren Bedingungen abhängigen Verhältnissen. Der spaltförmige Excretionsporus der Reservoire ist für gewöhnlich dank der Elastizität des ihn verdeckenden Chitins zugeklemmt. Er öffnet sich nur bei einem auf dieses ausgeübten ventralen Zug, also z. B., wie bereits Plateau (l. c. S. 3) bemerkte, wenn der Käfer den Kopf scharf abwärts beugt und dadurch die hier (*x* in Fig. 1) ansetzende Nackenhaut anspannt. Die Beobachtung lehrt indessen, daß der Käfer auch bei

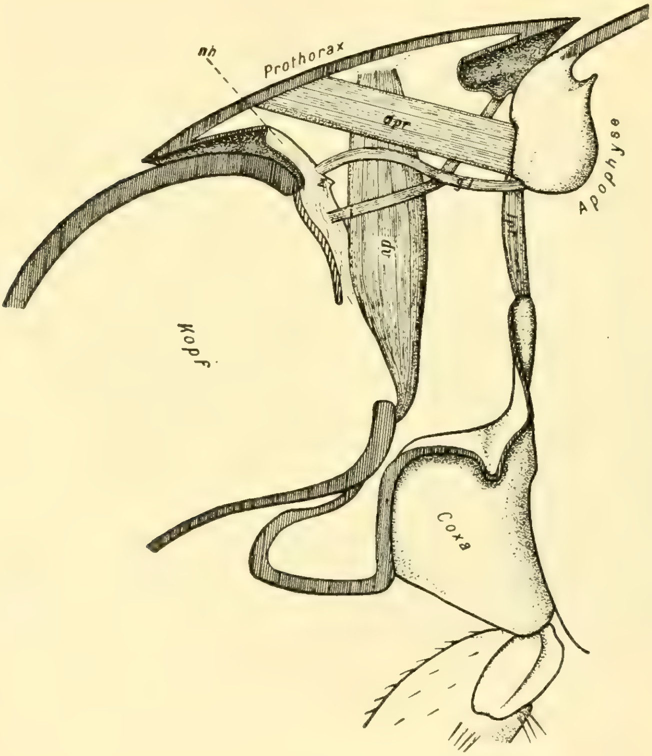


Fig. 8.

Sagittalschnitt durch den Prothorax. *z*, Chitinzahn; *dpr*, Depressor prothoracis; *d.v*, Depressor capitis; *i*, Musculus intersegmentalis; *gl*, Apertor glandulae; *lpr*, Levator prothoracis.

ruhendem Kopf Secret austreten lassen kann, er muß über einen Apparat verfügen, der ihm noch auf andre Weise die Öffnung des Sackzuganges ermöglicht. Aufschluß in dieser Frage bringen Sagittalschnitte durch die Sackmündung. In Fig. 6 ist der Spalt bei *M* getroffen. Der Drüsensack und alle zelligen Massen sind bei der Präparation dorsal umgeschlagen. Die Abbildung läßt außer dem stark gefalteten Drüsensack *a*, dem Chitinzahn *z* und der Nackenhaut *N* mit ihrem Epithel *Hyp.* noch einige wenige einzellige Hautdrüsen *H.D*, eine Trachee *Tr*, ein Stück Corpus adiposum *c.a* und einen Muskel *m* erkennen, der an der Nackenhaut nach der Notummitte zu neben dem Chitinzahn *z* inseriert. Dieser Muskel muß bei seiner Kontraktion die Nackenhaut anheben und dem Secret im Drüsensack freien Abzug verschaffen. Die Feststellung der zweiten Insertionsstelle des Muskels bereitet einige Schwierigkeiten, weil diese von der ersten ziemlich weit entfernt liegt, und das ganze Gebilde recht dünn und zart ist. Es darf also nicht Wunder nehmen, daß der Muskel den Autoren bisher entging. In Fig. 8, die bei etwa sechsfacher Vergrößerung das Pronotum und die angrenzenden Partien im Sagittalschnitt zeigt, läßt sich der Verlauf des Muskels erkennen. Die bekannten Muskeln sind bis auf den Depressor capitis verticalis *dv* [Bezeichnungen nach Bauer (1910)], den Depressor prothoracis *dpr* und den Levator prothoracis *lpr* entfernt. Der neben dem Zahn *z* inserierende Drüsenöffner *gl* verläuft nicht in gerader Richtung, sondern wird durch den kräftigen Depressor capitis gezwungen, um diesen einen Bogen zu beschreiben, ehe er er sich zum Prophragma des Mesothorax wenden kann, an dem er etwas ventral vom Depressor prothoracis inseriert. Präpariert man den Thorax von der Bauchseite her, so sieht man dementsprechend den Muskel sich zunächst auf die Körperlängsachse zuwenden, dann aber in weitem Bogen um den Depressor capitis herum und zwischen diesem und dem Rotator capitis superior entlang ziehen, um nunmehr parallel und nach außen von dem Levator capitis horizontalis zum Mesothorax zu verlaufen.

Aus der Lage des Muskels ist zu folgern, daß der Effekt seiner Kontraktion nicht nur in der Öffnung des Excretionsporus der Sammelblase besteht, sondern daß er gleichzeitig diese selbst zusammendrücken muß. Er ersetzt somit die dem Reservoir mangels einer Ring- oder Längsmuskelschicht fehlende Möglichkeit, sich selbst zu kontrahieren. Dank der Zartheit der Intima und dem bereits hervorgehobenen Fehlen jeglicher Verstärkungsleisten reicht ein leichter Druck auf die Sammelblase aus, ihren Inhalt herauszupressen, und ein solcher Druck wird von dem beschriebenen Muskel ausgeübt. Da dieser jedoch nur einen Teil des Reservoirs beherrscht, kann er nicht den ganzen Drüseninhalt durch eine einmalige Kontraktion entleeren. Dem entspricht, daß beim zur Secretabscheidung gereizten Käfer stets ein mehrmaliger Flüssigkeitsaustritt in kurzen Intervallen zu beobachten ist, wobei die abgegebene Secretmenge sich progressiv vermindert. Jedem aus der Nackenhaut austretenden Tropfen dürfte eine Kontraktion des Muskels entsprechen. Seiner Funktion entsprechend schlage ich für diesen den Namen Musculus apertor glandulae prothoracis vor.

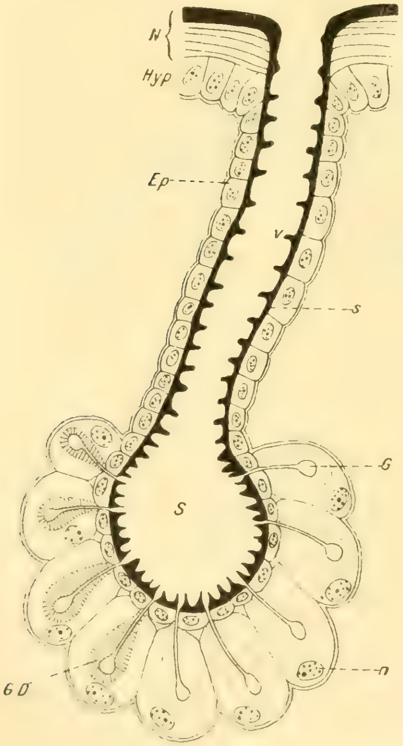


Fig. 9.

Schema der Komplexdrüse im Prothorax des *Dytiscus*, unter Anlehnung an die von BERLESE als Fig. 554*B* gegebene Abbildung eines der Drüsentypen bei Insekten.

Gelegentlich der Präparation der Prothoracaldrüsen fand ich noch einen andern Muskel auf, der gleichfalls in den Arbeiten über die *Dytiscus*-Muskulatur noch fehlt und mit dem vorigen außer der Zartheit auch in bezug auf den Verlauf manches gemeinsam hat. Er inseriert vor dem Apertor glandulae in einiger Entfernung von diesem kopfwärts an der Nackenhaut, zieht in der Längsrichtung des Körpers nach außen vom Rotator capitis superior, bis er auf den Apertor glandulae trifft, windet sich um diesen herum (s. Fig. 8*i*) und verläuft nun nach außen zu von diesem und dem Depressor prothoracis *dpr* zur Intersegmentalhaut des Pro- und Mesothorax, an der er inseriert. Ob auch dieser Muskel mit dem Drüsenapparat in Verbindung zu bringen ist, lasse ich dahingestellt. Seiner Lage nach dürfte er als Musculus intersegmentalis prothoracis zu bezeichnen sein.

Übrigens ist keinesfalls der Apertor glandulae oder der letztgenannte

Muskel als eine Eigentümlichkeit des *Dytiscus* und seiner Verwandten anzusprechen wie etwa der Drüsenapparat. An eine Neuerwerbung dieser Muskeln zum Zwecke der Drüsenentleerung ist nicht zu denken. Die große Übereinstimmung des Bauplans im Muskelsystem, nicht nur unter den Coleopteren, sondern bei den Insekten insgesamt, läßt vermuten, daß sich den von mir beschriebenen beiden Muskeln entsprechende von andern näher untersuchten Hexapoden an die Seite stellen lassen. In der Tat finden sich z. B. bei *Gryllus* (vgl. Voss 1905), *Acridium*, *Deilephila*, *Sphinx* und andern Formen Muskeln, die den gleichen Verlauf wie die genannten zeigen. Sie alle fallen unter die »Intersegmentalmuskulatur« des Prothorax, die Berlese (1909) in seinem Schema als 138. bis 140. Muskel zusammenfaßt. Der Apertor glandulae prothoracis bei *Dytiscus* ist erst sekundär in Beziehungen zum Drüsenapparat getreten.

Marburg, im Dezember 1911.

Literaturverzeichnis.

C. Ackermann, Die Käfer. Zum Gebrauche beim Unterricht und zum Selbstbestimmen. Hersfeld 1871.

A. Bauer, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. Hft. 4. S. 594—646. Leipzig 1910.

A. Berlese, Gli insetti, loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'uomo. Vol. I. Embriologia e Morfologia. Milano 1909.

H. Blunck, Zur Kenntnis der Natur und Herkunft des »milchigen Secrets« am Prothorax des Dytiscus marginalis L. In: Zool. Anz. Bd. XXXVII. S. 112—113. Leipzig 1911.

H. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Bd. I. Berlin 1832.

C. Claus, Über die Seitendrüsen der Larve von Chrysomela populi. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. S. 309—314. Taf. XXV. Leipzig 1861.

Fr. Dierckx, Les glandes pygidiennes des Coléoptères. 2. mém. In: La Cellule. T. XVIII. Lierre et Louvain 1899.

J. Everts, Coleoptera Neerlandica. Suppl. Lichaamsbouw, ontwikkeling en verblijf. 'S-Gravenhage 1903.

E. Faust, Die tierischen Gifte. In: Die Wissenschaft. Hft. 9. Braunschweig 1906.

W. v. Fricken, Die Käfer des Wassers. In: Natur und Offenbarung. Bd. XVI. S. 470—480 und 498—504. Münster 1870.

J. Frisch, Beschreibung von allerley Insekten in Teutsch-Land. II. Teil. Berlin 1721.

O. v. Fürth, Vergl. chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.

J. Georgevitsch, Die Segmentaldrüsen von Ocypus. In: Zool. Anz. Bd. XXI, Nr. 556. S. 256—261. Leipzig 1898.

P. Giacosa, Su di una curiosa secrezione della Agelastica alni. In: R. Accad. Med. Torino. Ann. 53. Torino 1890. — Auch: Archiv ital. Biol. T. XV. 1891. — Und: Ann. Chim. e Farm. Vol. XIII. Milano 1891.

P. Harting, Leerboek van de grondbeginselen der Dierkunde. 3. Deel. 1. Afd. Tiel 1870.

H. Haupt, Zur Biologie des Gelbrandes (Dytiscus). In: Wochenschrift f. Aquarien- und Terrarienkunde. 4. Jahrg. S. 430—431 und S. 441—443. Braunschweig 1907.

G. Holste, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Inaugural-Dissertation. Marburg 1910.

G. Kittel, Systematische Übersicht der Käfer, welche in Baiern und der nächsten Umgebung vorkommen. In: Correspondenzblatt zool.-mineral. Ver. Regensburg. 28. Jahrg. 1874. Nr. 11—12. S. 162—179. Regensburg 1873.

M. Th. Lacordaire, Introduction à l'Entomologie. T. II. Paris 1838.

F. Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, nebst einer Übersicht über die einheimischen Limacinen. In: Archiv f. Naturgesch. 42. Jahrg. Bd. I. 1876.

F. Leydig, Zu den Begattungszeichen der Insekten. In: Arbeiten zool.-zootom. Institut Würzburg. Bd. X. S. 37—55. Wiesbaden 1895.

J. Oudemans, De Nederlandsche Insecten. (Ab 1896 in Lieferungen erschienen.) s'Gravenhage 1900.

F. Plateau, Note sur une sécrétion propre aux Coléoptères Dytiscides. In: Ann. Soc. Entomol. Belgique. T. XIX. p. 1—10. Bruxelles 1876.

H. Reuss, Die Fischfeinde aus der niederen Tierwelt. In: Allgem. Fischereizeitung. 31. Jahrg. Nr. 12. S. 261—267. Neudamm 1906.

A. Rösel, Der monatlich herausgegebenen Insektenbelustigungen 2. Theil. Nürnberg 1749.

Jg. Schiödte, Genera og Species af Danmarks Eleutherata, at tjene som Fauna for denne Orden og som Indledning til dens Anatomie og Historie. 1. Bind. Kjöbenhavn 1841.

O. Törne, Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XXIX. Hft. 3. (S. 415—448.) Jena 1910.

F. Voss, Über den Thorax von Gryllus domesticus, mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. Theil II: Die Muskulatur. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. Leipzig 1905.

Zur Morphologie der unpaaren Flossen.

I. Die Entwicklung des Skelettes und der Muskulatur der unpaaren Flossen der Fische.

Von

J. J. Schmalhausen,
Assistent am zootomischen Laboratorium der St. Wladimir Universität Kiew.

Mit Tafel XV—XVIII.

Trotz ziemlich zahlreicher Arbeiten, welche die Frage über die morphologische Bedeutung der unpaaren Flossen behandeln, bestehen in diesem Gebiete starke Meinungsverschiedenheiten, wie sie kaum in einer besonderen Kompliziertheit dieser Organe Rechtfertigung finden können. Die beiden wichtigsten Theorien behaupten eine allgemeine Homologie der einzelnen Flossen; nach der einen Anschauung wird das Skelet vom Achsenskelette hergeleitet, nach der andern eine unabhängige Entstehung desselben angenommen; das Flossenskelet der Dipnoer liegt der ersten Theorie zugrunde, das Skelet der Rücken- und Afterflosse der übrigen Fische dient der entgegengesetzten Meinung als Ausgangspunkt; beide Theorien meinen in der Schwanzflosse Übergangszustände zu finden: die Vertreter der ersten ersehen hier eine Loslösung, die zweiten eine sekundäre Verschmelzung der Radien.

Die vorliegende Arbeit hat den Zweck, speziell die Frage über die morphologische Bedeutung des Skelettes der unpaaren Flossen verschiedener Fische möglichst aufzuklären. Als Untersuchungsmaterial dienten mir entwicklungsgeschichtliche Serien von *Mustelus laevis*, eine volle Serie von *Amia calva*, *Salmo fario* und zur Vergleichung einige Stadien von *Pristiurus melanostomus*, *Scyllium canicula*, *Torpedo ocellata*, *Acipenser ruthenus* und *Amiurus nebulosus*. Außerdem wurden von mir erwachsene Exemplare von *Heptanchus*, *Carcharias*, *Zygaena*, *Mustelus*, *Scyllium*, *Scymnus*, *Squatina*, *Torpedo*, *Chimacra*, *Acipenser*, *Scaphirhynchus*, *Amia*, *Lepidosteus*, *Salmo*, *Lucioperca*, *Lota*, *Conger*, *Polypterus* und *Protopterus* untersucht; die Beschreibung der Flossen dieser Formen (mit besonderer Berücksichtigung der Schwanzflosse) folgt im zweiten vergleichenden Teile dieser Arbeit, wo auch der Dipnoerflosse mehr Platz gegeben wird.

Ich will auf dieser Stelle nicht die Gelegenheit vermeiden, meinem Lehrer, Herrn Professor A. N. Sewertzoff für bereitwillige Ratgabe und Unterstützung während meiner ersten Schritte im Gebiete vergleichend-anatomischer Untersuchungen, welche mir die Möglichkeit gaben selbständig eine größere Arbeit zu unternehmen, ebenso wie auch für das warme Interesse und freundschaftlichen Meinungsaustausch, welche seitdem niemals unterbrochen wurden, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Der Liebenswürdigkeit des Herrn Privatdozenten M. M. Woskoboinikoff verdanke ich Larven von *Acipenser ruthenus* und *Amiurus nebulosus*. Ein junges Exemplar von *Acipenser ruthenus* und Larven von *Lepidosteus osseus* hat mir in liebenswürdiger Weise Herr Prof. A. N. Sewertzoff vorgelegt. Den genannten Herren spreche ich hier meinen herzlichen Dank aus.

I. Die Entwicklung des Skelettes der unpaaren Flossen.

Selachier.

Die ersten Angaben über die Entwicklung der unpaaren Flossen bei Selachiern verdanken wir Balfour (78)[1]. Wie es später A. Dohrn (84) und P. Mayer (86) bestätigt haben, erscheint die erste Anlage derselben in der Form einer Ectodermverdickung, die sich dann zur unpaaren medianen Falte erhebt. Diese Ectodermverdickung wird dem ganzen Rücken entlang ausgebildet, umbiegt den Schwanz von hinten und zieht ventral bis zum After voraus. Eine deutliche Falte kommt bei den untersuchten Scylliiden, der weit hinten liegenden ersten Dorsalis entsprechend, nur am hinteren Teile des Rumpfes dorsal und im ganzen Schwanzbereiche zur Ausbildung; der embryonale kontinuierliche Hautsaum ist also bei diesen Formen hauptsächlich auf den Schwanz beschränkt. Innerhalb des einheitlichen Saumes werden dann die Anlagen der einzelnen definitiven Flossen ausgebildet, während die dazwischen liegenden Teile rückgebildet werden.

Die Entwicklung speziell des Skelettes der unpaaren Flossen ist bis jetzt noch wenig eingehend untersucht. Balfour (78 und 81) teilt diesem nur einige Zeilen zu, er konstatiert die vom Achsenskelet unabhängige Anlage der Innenradien in der ersten Dorsalflosse und in der Analflosse bei *Scyllium*; ebenso bestätigte diese unabhängige Anlage des Skelettes der Flossen auch A. Dohrn (84). P. Mayer (86) beschreibt die Entwicklungsprozesse viel eingehender. Nach P. Mayers Angaben erscheint die erste Anlage des Skelettes als eine den Flossensaum erfüllende Mesenchymmasse; in dieser Masse werden dann die einzelnen Innenradien als prochondrale Streifen angelegt; diese Anlagen verknorpeln und werden in die definitiven drei Abschnitte geteilt. Nach Braus (04), dem wir eine schöne Untersuchung der Entwicklung des Skelettes bei *Spinax niger* verdanken, werden die, den Quergliedern ursprünglicher Strahlen entsprechende, Basalplatten von Anfang an in Form selbständiger Knorpelstücke angelegt. Die Entwicklungsrichtung ist bei *Spinax* eine axifugale (Basalplatte, dann distale Skeletplatte und endlich die distalen Knorpelstücke), der später noch ein axipetales Wachstum hinzukommt — es rückt die proximale Basalplatte an das Achsenskelet heran und befestigt sich an die oberen Bögen der Wirbelsäule. Nach A. Dohrn und P. Mayer wird ein jeder Knorpelstrahl, je einem Paare von Muskelknospen entsprechend angelegt, und ausgebildet; das Wachstum dieser Strahlen ist axipetal. Braus leugnet irgendwelche bestimmte Beziehungen zwischen Muskel- und Skeletanlagen bei *Spinax niger.* In der Schwanzflosse, speziell in der hypochordalen Caudalis, werden die Stützelemente nach P. Mayer (86) ebenfalls selbständig angelegt und verschmelzen erst sekundär mit der Wirbelsäule. Braus (04) dagegen ist bei Untersuchung des *Spinax niger* zu andern Ergebnissen gekommen; er behauptet nämlich die Kontinuität zwischen Hämalbögen und Innenradien schon zur Zeit der ersten Entstehung der letzteren. Endlich noch eine sehr schöne, und soweit mir bekannt letzte Arbeit gehört E. S. Goodrich (06). Der letztgenannte Verfasser beschreibt die Entwicklung des Skelettes in den unpaaren Flossen bei *Scyllium canicula.* Ebenso wie H. Braus, findet auch E. S. Goodrich eine selbständige Verknorpelung eines jeden Gliedes der Flossenradien; die Reihenfolge der Verknorpelung der einzelnen Teile ist aber bei *Scyllium* eine etwas andre — sie beginnt mit dem mittleren Gliede, setzt sich dann auf das proximale Glied fort und schließlich (wie auch bei *Spinax*) am letzten verknorpelt das distale Glied. Die Untersuchungen Goodrichs lassen leider das Skelet der Schwanzflosse unberührt.

---

[1] Literaturverzeichnis folgt am Ende des zweiten Teiles.

Bei einem Embryo von *Scyllium canicula* 15 mm lang und bei *Pristiurus melanostomus* ungefähr desselben Stadium, finde ich in der Flossenanlage eine kontinuierliche Masse von dickem Mesenchym ohne Spuren irgend einer Differenzierung. Bei *Scyllium* von 22 mm Länge und

Pristiurus, etwa 19 mm lang, ist schon einige Differenzierung eingetreten — ein Teil des Mesenchyms hat sich unmittelbar unter dem Ectoderm verdichtet; dieses gibt den Ursprung der Cutis mit den Hornstrahlen der Flosse (Fig. 1 *c*); ein andrer Teil hat sich in der Form einer Masse von dichtem Mesenchym median an der Basis der Flosse abgesondert (Fig. 1 *Sk. Pl.*); diese letzte Verdichtung stellt die erste Anlage des primären Skelettes vor und ist wie vom Hautmesoderm, so auch besonders vom axialen Mesoderm durch lockeres Mesenchym getrennt. Bei einem Embryo von *Pristiurus* etwa 22 mm lang sind in der ersten Dorsalflosse schon die Anlagen der einzelnen Innenradien in Form kleiner örtlicher Mesenchymverdichtungen zu sehen.

Bei *Mustelus laevis* sehe ich auf entsprechenden Stadien solch eine deutliche Begrenzung der gemeinsamen Skeletanlage nicht — der ganze Flossensaum ist bis zur Zeit der Radienausbildung ziemlich gleichmäßig mit nicht besonders dichtem Mesenchym gefüllt. Die Anlage der Innenradien beginnt an der Flossenbasis, und kommt in der Weise zustande, daß in der skeletogenen Platte eine Reihe Mesenchymstäbchen auftritt, die durch etwas dichter gedrängte Zellen aus der umgebenden Masse hervorgehoben werden (Fig. 2 *R*). Bei einem Embryo von Mustelus, 30 mm lang (zweite Dorsalis), sieht man, daß zwischen den Radien, die jetzt eine Reihe gleichartiger prochondraler Stäbchen vorstellen (Fig. 3 *m*), das Mesenchym merkbar lockerer geworden ist, mit Ausnahme nur der ein bis zwei medianen (sagittalen) Schnitte, wo die Zellen ziemlich dicht diese Zwischenräume erfüllen — es ist dieses die Anlage des fibrosen Septum, welches median zwischen den Innenradien ausgespannt ist. Proximal und distal sind die Radienanlagen auf den frühesten Stadien in eine noch undifferenzierte Mesenchymmasse eingebettet, die als proximaler und distaler Mesenchymstrang die Enden der Radien miteinander verbindet und den letzten Überrest der skeletogenen Platte vorstellt (Fig. 2 und 3 *d. St*, *pr. St*). Auf dem letzten Stadium (30 mm) ist auch eine weitere Ausbildung der Radien in der vorderen Hälfte der Flosse zu sehen — als unmittelbare Fortsetzung der prochondralen Stäbchen, proximalwärts sind neue Mesenchymverdichtungen zugekommen (Fig. 3 *pr*), welche die Anlagen der proximalen Radienglieder vorstellen; eine sorgfältige Untersuchung erweist, daß diese Glieder als Produkte einer selbständigen Differenzierung in der skeletogenen Mesenchymplatte auftreten, und nicht axipetal aus den schon differenzierten Radienanlagen auswachsen; sie werden in dem, die proximalen Enden der prochondralen Stäbchen verbindenden Mesenchymstrange in derselben Weise angelegt wie auch die Stäbchen selbst herausdifferenziert wurden — das Mesenchym wird auseinander geschoben und bildet Verdichtungen, die als unmittelbare Fortsetzungen der Radien erscheinen, und Verlockerungen zwischen den Anlagen. Der proximale Mesenchymstrang geht aber nicht ohne Rest in diese Anlagen über, es bleibt noch ein schmaler, aber dichter Streifen erhalten, der die hintereinander folgenden Radien, an der Grenze zwischen dem proximalen (eben angelegten) und medialen (früher ausgebildeten) Gliede verbindet (Fig. 3); auf Kosten dieses Mesenchymstreifens findet ein Appositionswachstum in die Länge, wie des proximalen, so auch des medialen Radiengliedes statt. Distal sind die Enden der Innenradien auch noch durch dichtes Mesenchym verbunden; ebenso ist eine undifferenzierte Mesenchymmasse im hinteren und vorderen Teile der skeletogenen Platte erhalten — die Ausbildung der Radien ist hier noch nicht vollendet. Auf einem Stadium, 31 mm lang, finde ich die proximalen Glieder schon deutlich vorknorpelig; beide Abschnitte sind durch einen Streifen stark zusammengepreßter ebenfalls prochondraler Zellen getrennt; das mittlere Glied kann schon als richtig knorpelig bezeichnet werden.

Bei einem Embryo von *Mustelus*, 24 mm lang, sind die knorpeligen Radien in der zweiten Dorsalis (bei der Beschreibung habe ich gerade diese Flosse vor Augen, alles gesagte gilt aber ebenso gut auch für die Analis und die erste Dorsalis) zweigliedrig, es ist aber auch auf diesem Stadium im hinteren Teile der Flosse, als unmittelbare Fortsetzung der Reihe proximaler Glieder, noch der Mesenchymstrang erhalten, in welchem noch keine weitere Differenzierung (d. h. Anlage proximaler Glieder) eingetreten ist. Bei einem Embryo von *Scyllium canicula*, 41 mm lang, sind die proximalen Glieder gut ausgebildet, und es werden die distalen Glieder angelegt; auf allen Radien sitzen schon kleine selbständige Endglieder, die mit einem Mesenchymstreifen verbunden sind; es ist klar, daß auch die distalen Abschnitte selbständig verknorpeln. Bei einem 70 mm langen *Mustelus* sind die Endglieder schon gut entwickelt.

Was die Wachstumsrichtung der Innenradien betrifft, so ist es sehr schwer, sie genau zu deuten; es ist unzweifelhaft, daß sie aus zwei Komponenten, einem axipetalen und einem axifugalen zusammengesetzt wird; das Überwiegen der einen oder der andern Richtung kann ich nicht nachweisen; es ist aber eins sicher — das Flossenskelet nähert sich dem Achsenskelet.

Im Bereiche der Schwanzflosse finden wir dorsal, in der epichordalen Abteilung derselben, ungefähr denselben Entwicklungsmodus wie in den übrigen Pinnae, nur merkbar einfacher. Die Anlage des Skelettes findet später als in allen übrigen Flossen statt. Bei einem 26 mm langen *Mustelus*-Embryo ist hier ein ganz gleichmäßig verteiltes Mesenchym vorhanden, ohne Spuren einer örtlichen Bestimmung irgend welcher Anlagen. Auf einem nächsten Stadium, 28 mm lang, ist auf medianen Schnitten ein ziemlich deutlich begrenzter schmaler Streifen von dichterem Mesenchym zu sehen, der dem Rückenmark entlang nach hinten zieht, vom letzten durch lockeres Mesenchym getrennt. Beim 30 mm langen Embryo ist dieser Mesenchymstreifen unmittelbar an das Medullarrohr herangerückt; in ihm ist jetzt eine Reihe sehr kurzer prochondraler Elemente angelegt. Bei *Mustelus*, 34 mm lang, sind diese Elemente schon etwas in die Länge gewachsen und haben die Form kurzer Stäbchen bekommen, aber weiter nach vorne, wie auch hinten, wo die Ausbildung der Radien noch im Gange ist, sind sie sehr kurz; man kann sagen, daß die ersten Anlagen beinahe kugelförmig sind. Auf späteren Stadien wachsen diese Anlagen zu mehr oder weniger langen Stäbchen aus, welche aber bei *Mustelus*, wie auch bei fast allen Selachiern, keiner weiteren Gliederung unterliegen. Die Zahl dieser Radien entspricht auf jungen Stadien ungefähr der Zahl der Wirbelbögen; auf späteren Stadien sind die vorne zuwachsenden Radien etwas zahlreicher, die hinteren aber werden umgekehrt in etwas minderer Zahl angelegt. Dieselben Verhältnisse werden auch bei erwachsenen *Mustelus* in der epichordalen Caudalis erhalten — in dem vorderen Teile derselben ist die Radienzahl höher als die der entsprechenden Wirbel, in dem hinteren Abschnitte umgekehrt niedriger.

In der hypochordalen Schwanzflosse eines etwa 22 mm langen *Pristiurus*-Embryo ist ein medianer Mesenchymstreifen vorhanden, der vom axialen Mesoderm getrennt, an der Basis der Flosse entlang verläuft. Auf Fig. 4 ist dieses Stadium abgebildet. Auf späteren Stadien bei *Mustelus*, 26 und 28 mm lang, ist ebenfalls ein Streifen dichteren Mesenchyms zu sehen, welchen man als eine Anhäufung von skeletogenem Material, für die erste Anlage des Skelettes der hypochordalen Caudalis halten muß. Dieser Mesenchymstreifen liegt an der Basis der Flosse und geht zu beiden Seiten (rechts und links) in das Mesenchym der embryonalen Cutis über, ist aber durch lockeres Mesenchym vom axialen Mesoderm getrennt. Auf der Fig. 33 stellt der zweite Streifen die angeschnittene Cutis vor, auf weiter median liegenden Schnitten geht er unmittelbar in die Skeletanlage über, welche dieselbe Lage und Beziehungen zum Achsenskelet besitzt. Beim 30 mm langen *Mustelus* findet man den Mesenchymstreifen (skeletogene Platte) schon im engen Anschlusse an die unteren Bögen. Bei einem andern ebenfalls 30 mm langen, aber merkbar weiter ausgebildeten Embryo ist scheinbar mit einem Schlage eine ganze Reihe von Knorpelradien aufgetreten; die letzten erscheinen als unmittelbare Fortsetzung der mit ihren Enden zusammengeschmolzenen unteren Bögen; an der Basis sind sie knorpelig, weiter distal wird das Gewebe immer jünger und geht ohne deutliche Grenzen allmählich in einen sehr dichten Mesenchymstrang über, welcher ihren distalen Enden entlang verläuft (Fig. 5 *d.St*). Besonders deutlich ist die proximo-distale Richtung der histologischen Differenzierung bei den hinteren Fortsätzen ausgesprochen, es ist hier ganz unzweifelhaft, daß dessen Verknorpelung von den Wirbelbögen ausgeht. Wie ich schon bemerkt habe, sind die Radien (Fortsätze) distal untereinander vermittelst eines dichten Mesenchymstranges verbunden, auf Kosten welch letzteren sie wahrscheinlich durch Apposition in die Länge zuwachsen. Weiter nach hinten ist dieser Strang deutlich nicht ausgesprochen, allmählich verschwindet er. Dagegen vorne, wo die Fortsätze nur erst im Beginne der Ausbildung getroffen sind, rückt der Mesenchymstrang weiter proximal zum Achsenskelet näher und geht in die noch undifferenzierte, oder nur im Anfange der Differenzierung begriffene skeletogene Platte über (Fig. 5 *Sk.Pl*). Die hinteren Radien die aus dem Achsenskelet auswachsen und, wie es scheint, nicht merkbar auf Kosten andrer Quellen (des distalen Mesenchymstranges) wachsen, muß man als echte Dornfortsätze bezeichnen. Für die weiter nach vorne folgenden Radien, deren Differenzierung ebenfalls unzweifelhaft in proximo-distaler Richtung fortschreitet, welche aber wahrscheinlich einen bedeutenden Zuwachs auf Kosten der Zellen des distalen skeletogenen Mesenchymstreifens bekommen, müssen wir eine doppelte Herkunft, mit wahrscheinlichem Überwiegen vom Achsenskelet stammender Elemente, annehmen. Die vorderen Radien, in dessen Ausbildung die hier gut ausgesprochene Masse skeletogener Mesenchymzellen ganz gewiß eine große Rolle spielt und dessen Differenzierungsrichtung nicht so deutlich nachweisbar ist, können aber nicht mehr ohne gewissen Vorbehalt als Dornfortsätze bezeichnet werden.

Bei einem 31 mm langen *Mustelus* finde ich keine bedeutenden Umbildungen, die prochondralen distalen Enden der Radien sind wie früher in dem dicken Strange skeletogenen Gewebes eingebettet, ebenso geht dieser Streifen vorne in eine breite Mesenchymmasse über, die proximal sich dem Achsenskelet nähert. Bei einem 34 mm langen *Mustelus* sind die Enden der Fortsätze noch verbunden, aber jetzt schon vermittelst eines ziemlich schmalen Mesenchymstranges; interessant sind die vorderen Radien, zwei derselben zeigen verschiedene Stufen einer Verschmelzung mit den an ihren distalen Enden paarweise vereinigten unteren Bögen (Fig. 6 *a*, *b*); vor ihnen liegt ein ganz selbständiger Knorpelradius (*c*), der mit den entsprechenden, an ihren Enden schon verschmolzenen, unteren Bögen articuliert, weiter ein selbständiger Knorpelradius, der sich einem Paare noch nicht zusammengetroffener unterer Bögen nähert (*d*), und schließlich sieht man vorne noch eine selbständige prochondrale Anlage eines Strahles (*e*). Die Anlagen dieser vorderen Radien sind bis zur Hälfte in die skeletogene Masse eingebettet, auf Kosten welch letzterer sie angelegt sind und weiter wachsen; die vorderste prochondrale Radienanlage liegt völlig im Bereiche dieser skeletogenen Platte, welche auch etwas weiter nach vorne sich fortsetzt; dieser Umstand weist auf die noch längst nicht vollendete Ausbildung weiterer Radien hin. Bei einem *Mustelus*, dessen Länge etwa 70 mm beträgt, ist die gesamte Entwicklung schon sehr weit vorausgegangen, und wahrscheinlich im allgemeinen beinahe beendet. Auch auf diesem Stadium articulieren einige freie Radien (Fig. 7 *k*, *l*, *m*, *n*) mit den unteren Bögen, während einige andre selbständige Anlagen im vordersten Teile der Flosse des Achsenskelettes noch nicht erreichen (*o*, *p*, *q*), und endlich noch zwei weniger deutliche vorknorpelige Centren, eins liegt an der Basis der Anlage des vordersten Strahles und das andre etwas weiter nach vorne. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese selbständigen Radien viel weiter cranialwärts von den auf dem vorigen Stadium beschriebenen angelegt wurden, und daß die letzteren, beim 34 mm langen Embryo selbständigen, Radien jetzt mit den unteren Bögen zusammengeschmolzen und nicht mehr von echten Dornfortsätzen unterscheidbar sind. Da der späteste Embryo (70 mm) schon sehr stark entwickelt ist, kann man annehmen, daß die freien Anlagen in der hypochordalen Caudalflosse auf diesem Stadium schon die letzten sind und daß sie unmittelbar die acht beim erwachsenen *Mustelus* vorhandenen separaten Innenradien (»abgelöste Hämaldornen«) bilden, wenn auch der wenig differenzirte Zustand der vorderen Anlagen nicht die Möglichkeit ausschließt, daß einige weitere Strahlen vorne noch angelegt und daß einige freie hintere ans Achsenskelet anwachsen werden. Jedenfalls besteht ein Unterschied noch in dem Umstande, daß auf dem 70 mm langen Stadium die vorderen vier bis fünf Radien noch nicht das Achsenskelet berühren, während beim erwachsenen *Mustelus* alle acht freien Strahlen mit den unteren Bögen articulieren.

Bei *Scyllium canicula*, 41 mm lang, liegen in der hypochordalen Schwanzflosse cranialwärts von einer Reihe gut ausgebildeter Dornfortsätze ebenso einige völlig selbständige Knorpelstücke, die ziemlich weit vom Achsenskelet liegen. Auf der Fig. 8 ist ein entsprechender Teil des Skeletts wiedergegeben; vorn ist ein kleines prochondrales, teilweise mit dem nächsten größeren Knorpel verbundenes Centrum zu sehen; beide gehören offenbar zu einem Skeletsegment, d. h. werden später zu einem Dornfortsatz vereinigt ((*e*, *e'*); weiter nach hinten treffen wir ein selbständiges Knorpelstück, welches einem separaten Radius entspricht; dann wieder in einem Metamer zwei deutliche, in der Richtung zum entsprechenden Bogenpaare etwas ausgedehnte Knorpelstücke (Fig. 8 *c*, *c'*); auf einer dieser Radienanlagen (*c*) ist eine Andeutung auf das Vorhandensein eines kleinen distalen Gliedes zu sehen. Noch weiter treffen wir einen größeren Knorpel, ebenfalls mit einem nicht ganz deutlichen Endgliede, der proximalwärts schon das entsprechende Paar der unteren Bögen berührt, und kaum die ersten Spuren einer beginnenden Verschmelzung erkennen läßt (*b*). Endlich noch ein Knorpelstück, das sechste, wenn man nur die deutlichen Stücke rechnet, ist in den ersten Stadien einer Verschmelzung mit dem Achsenskelette getroffen (Fig. 8 *a*). Dieses Entwicklungsstadium ist in der Hinsicht wichtig, daß es die Abwesenheit einer Übereinstimmung der Radienzahl mit der Segmentation des Achsenskelettes zeigt; wie gewöhnlich in den unpaaren Flossen, ist diese Zahl etwas höher. Außerdem sind auch Hinweise auf das Vorhandensein embryonaler Spuren einer primären Gliederung dieser Radien nachweisbar. Eine Rekonstruktion des Skelettes eines folgenden Stadiums — Embryo etwa 60 mm lang — ist auf der Fig. 9 gegeben; die gesamte Entwicklung ist stark weitergeschritten, es sind sogar die Wirbelkörper ausgebildet, und doch ist die Ausbildung der Innenradien in der hypochordalen Caudalis noch nicht beendet. Im vorderen Teile der Flosse liegen fünf ganz selbständige Knorpelstücke; das cranialste ist noch ganz klein, während das fünfte schon stark ausgewachsen ist und sogar die Form der weiter hinten folgenden »Dornfortsätze« bekommen hat (Fig. 9); die entsprechenden Hämalbogen sind mit ihren ventralen Enden schon paarweise zusammengeschmolzen; der sechste Radius verschmilzt eben mit dem entsprechenden Teile des Achsenskelettes; der zweite ist offenbar ein doppelter. Auf Fig. 10 ist der vordere Teil des Skelettes der Schwanzflosse eines 80 cm langen *Scyllium canicula* nach einem Totalpräparat gezeichnet; man sieht wieder fünf separate Radien; daß sie gerade den selbständigen Anlagen des vorigen Stadiums entsprechen, scheint mir zweifelhaft; der erste, mit dem Achsenskelet verschmolzene Radius ist doppelt, es ist möglich, daß er der doppelten Anlage des vorigen Stadiums entspricht, dann wären vorne noch vier neue Anlagen hinzugekommen.

Bei einem ausgewachsenen *Scyllium canicula* sehe ich cranialwärts von der Reihe der unteren Dornfortsätze in der hypochordalen Schwanzflosse fünf freie Strahlen, die an vier unteren Bögen articulieren.

Die Resultate dieser Beobachtungen über die Entwicklung des Skelettes der unpaaren Flossen kann man im folgenden zusammenfassen. In der Rücken- und der Analflosse erscheint die erste Anlage des Skelettes als eine Verdichtung mesenchymatöser Zellen. Bei *Mustelus* ist diese skeletogene Platte nicht so deutlich begrenzt wie bei *Pristiurus* und *Scyllium*. Örtliche Mesenchymverdichtungen in dieser Platte stellen Anlagen der Innenradien, oder richtiger der mittleren Abschnitte dieser Radien, vor; eine Reihe in dieser Weise entstandener prochondraler Stäbchen ist distal und proximal durch Mesenchymstreifen verbunden; innerhalb dieser letzteren, ebenfalls als örtliche Gewebeverdichtungen, werden erst die proximalen, und später auch die distalen Glieder angelegt; die Verknorpelung aller Abschnitte geschieht unabhängig voneinander. Wie ich aus den Abbildungen GOODRICHS (06) sehe, dessen Untersuchungen ich für sehr genaue halte, ist die skeletogene Platte bei *Scyllium* auch auf späteren Stadien (auf frühen Stadien habe ich selbst mich davon überzeugt) merklich deutlicher begrenzt als bei *Mustelus;* da diese Abbildungen mit meinen Beobachtungen an *Mustelus* übereinstimmen, nur sie noch besser illustrieren, so verweise ich auf die Zeichnungen Fig. 17 *B*, 20, Taf. XII, Fig. 10, Taf. XI und Fig. 15, Taf. XII als auf eine Reihe von Abbildungen, die sehr demonstrativ den Entwicklungsgang des Skelettes der unpaaren Flossen darlegen. Auf diesen Zeichnungen sieht man, daß die erste Anlage der Innenradien als örtliche Mesenchymverdichtungen in der Mitte der skeletogenen Platte erscheint und von Auflockerung des Mesenchyms zwischen diesen Anlagen begleitet wird, oder mit andern Worten, es wird innerhalb der Platte eine Art von spaltförmiger Lücken gebildet (Fig. 20); danach kommt es in dem proximalen Mesenchymstrange, welcher folglich unmittelbar einen Teil der primären skeletogenen Platte vorstellt, zur Anlage der proximalen Glieder (Fig. 10), und endlich werden in dem distalen Mesenchymstrange, welcher ebenfalls nur ein Überrest der gemeinsamen Platte ist, die distalen Glieder ausgebildet (Fig. 15).

Ich verweise hier besonders auf die Tatsache, daß zwischen den Radienanlagen das Mesenchym lockerer wird, als es früher war, und daß folglich die Zellen sich sozusagen in der Richtung der Anlagen zusammenziehen, hauptsächlich deswegen, weil in diesem Entwicklungsmodus eine große Übereinstimmung zwischen den ersten Ausbildungsvorgängen des Skelettes der unpaaren Flossen bei überhaupt allen Fischen besteht (besonders demonstrativ sind die Bilder bei *Amia*, wo das Mesenchym im Bereiche der Anlagen sehr locker ist und alle Umbildungen in der Zellenverteilung sofort in die Augen fallen). Es ist auch noch ein praktisches Resultat wichtig — das Vorhandensein einer Mesenchymverdichtung verweist auf eine, an diesem Orte noch nicht beendete Ausbildung oder ein Appositionswachstum der Skeletteile; so zeigen z. B. die Mesenchymmassen in dem vorderen und hinteren Teile der gemeinsamen Anlage auf der Fig. 2, daß die Ausbildung weiterer Radien vorne und hinten noch nicht aufgehört hat; der proximale Mesenchymstrang gibt das Baumaterial zur Herstellung der proximalen Glieder, und der distale Strang, auf Kosten dessen erst das in die Längewachsen der mittleren Glieder stattfindet, wird dann mit der Ausbildung der Endglieder verbraucht. Wenn die Anlage neuer Teile und besonders intensives Wachstum der vorhandenen Skelettstücke beendet ist, verschwinden auch allmählich solche Mesenchymverdichtungen.

In der epichordalen Abteilung der Schwanzflosse beginnt die Entwicklung des Innenskelettes ebenfalls mit dem Erscheinen einer mehr oder weniger deutlich begrenzten skeletogenen Platte (Mesenchymstreifen), in welcher dann die einzelnen Radien angelegt werden; diese letzten bleiben zeitlebens eingliedrig. Die Anlage des Skelettes geschieht in dieser Abteilung später als in je einer andern Flosse.

In der hypochordalen Abteilung sehen wir ebenfalls auf frühen Entwicklungsstadien ebenso eine vom Achsenskelet unabhängige Verdichtung skeletogener Zellen, welche an der Basis der Flosse liegt. Diese skeletogene Platte scheint nicht bis zum Ende des Schwanzes zu ziehen — nach hinten wird sie allmählich verstrichen. Die caudalsten Innenradien stellen dem Entstehungsorte wie auch der Entwicklungsrichtung nach, und ebenso auch besonders der Herkunft des sie zusammensetzenden Zellenmaterials nach, echte Dornfortsätze vor. Je weiter nach vorne wir gehen, desto deutlicher ist der seiner ursprünglichen Lage nach vom Achsenskelet unabhängige Mesenchymstreifen ausgebildet; letzterer liefert unzweifelhaft das Zellenmaterial auf Kosten dessen ein Appositionswachstum der Innenradien in mittlerer und vorderer Region der Flosse stattfindet. Die mittleren Strahlen sind dem Entstehungsorte wie auch ihrer Ausbildungsrichtung nach ebenfalls als Hämaldornen zu bezeichnen, während ihrer weiteren Entfaltung wachsen sie aber auf Kosten der unabhängigen skeletogenen Platte und stellen folglich im ausgebildeten Zustande Bildungen doppelter Natur vor. Da die skeletogene Platte je weiter cranialwärts desto höher ausgebildet ist, so enthalten auch die Innenradien näher zum vorderen Ende der Flosse immer mehr vom Achsenskelet genetisch unabhängiges Material und desto geringer ist der Bestandteil des Axialmesoderms (des Hämaldornes). Schließlich wird eine ganze Reihe vorderer Radien ganz selbständig innerhalb der skeletogenen Platte angelegt und dann allmählich in derselben Reihenfolge wie sie entstanden sind (caudo-cranialwärts) wachsen sie an die entsprechenden Paare der unteren Bögen an und verschmelzen mit ihnen. Diese ganze Reihe der Innenradien stellen im definitiven Zustande ebenfalls Bildungen komplexer Natur vor; da die Verschmelzung der distalen Enden der unteren Bögen paarweise untereinander früher als das Anwachsen des entsprechenden Knorpelradius stattfinden, so ist also ein, wenn auch nicht großer, echter Hämaldorn (als Verschmelzungsprodukt der Bögen) vorhanden; der ihm entsprechende Anteil wächst natürlich auch nach der Vereinigung mit dem Radius. Einige vordere Radien behalten bei *Mustelus* und *Scyllium* ihre primäre Selbständigkeit zeitlebens, articulieren aber immer unmittelbar mit dem Achsenskelet. Ich werde auch gleich hinzufügen, daß bei besonders primitiven Haien wie *Heptanchus* und *Chlamydoselachus* die Zahl der zeitlebens selbständigen Strahlen im vorderen Teile der hypochordalen Caudalis beträchtlich höher ist und 15—16 (mindestens) beträgt. Die Zahl der selbständig angelegten Radien entspricht nicht immer der Segmentation des Achsenskelettes, was ebenfalls gegen die Annahme einer sekundären Abgliederung vom letzteren spricht; bei *Scyllium* kann man stellenweise zu zwei Radien pro Metamer beobachten, die später mit einem Bogenpaare zu einem Dornfortsatze zusammenfließen; ebenso sind auch Spuren einer ehemaligen Gliederung nachweisbar.

Wie weit die Assimilierung des primären, von der Wirbelsäule unabhängigen Flossenskelettes durch Teile des Achsenskelettes (Hämaldornen) gehen kann, ersieht man aus den Untersuchungen von H. Braus an *Spinax niger*, bei welchem keine Spuren einer Selbständigkeit der primären Strahlen mehr erhalten sind. Ich selbst konnte an späteren Embryonen von *Acanthias vulgaris* keine selbständigen Radien nachweisen. Ebenfalls geben auch Beobachtungen an einigen Entwicklungsstadien von *Torpedo ocellata* ganz ähnliche Resultate.

Bei einem 22 mm langen Embryo von *Torpedo* ist in der zweiten Dorsalis eine skeletogene Platte vorhanden, die hinten deutlich von dem Medullarrohr durch lockeres Mesenchym getrennt ist, vorne aber weniger deutlich begrenzt erscheint. Am dichtesten ist das Mesenchym im hinteren Teile der Platte, hier kann man auch den Anfang einer Vorknorpelbildung erkennen; an der Basis der gemeinsamen Anlage in ihrer vorderen Hälfte ist eine nicht deutlich begrenzte Knorpelanlage zu sehen; diese letzte entspricht dem stärksten Basale dieser Rückenflosse. Es zeigt also dieses Stadium ganz unzweideutig, daß in dieser Flosse, in welcher ebenfalls die Innenradien mit ihren Basen zu einheitlichen Knorpelplatten-Basalia verschmolzen sind, die histologische Differenzierung ebenso wie bei *Spinax niger* mit den proximalen Abschnitten beginnt. Von Schritt zu Schritt die Ausbildung der einzelnen Teile zu verfolgen konnte ich nicht wegen des Mangels an betreffendem Material; auf einem folgenden zu meiner Verfügung stehenden Stadium ist das Knorpelskelet schon gut ausgebildet. Es ist interessant, daß die musculi radiales weder topographisch, noch in der Zahl mit den Skeletradien auch nicht ungefähr übereinstimmen; ob es sich um primäre Muskelbündel handelt d. h. ob sie, im allgemeinen gesagt, als Umbildungsprodukte einer entsprechenden Zahl von metamerer Muskelknospen entstanden, oder sekundär zerfallen sind, kann ich nicht entscheiden. Auf früheren Stadien sehe ich bis 20 Muskelbündel, später noch mehr; die proximalen Enden sind einander genähert und nach vorne gerichtet, distal weichen sie im Bereiche der Flosse selbst etwas auseinander; Knorpelstrahlen sind nur sieben vorhanden, die distalen Glieder derselben sind bei einem 33 mm langen Embryo noch prochondral.

In der epichordalen Caudalis ist ein Streifen von sehr dichtem skeletogenem Gewebe zu sehen (Stadium 22 mm), welcher medial unmittelbar an das Medullarrohr anschließt, vorne und hinten aber, wo sie etwas schwächer ausgebildet ist, ist sie von demselben deutlich abgelöst. Bei einem 33 mm langem Embryo ist eine Reihe selbständiger Knorpelstrahlen vorhanden, die mit ihren Basen an das axiale Bindegewebe stoßen; die vorderen und hinteren Radien kommen noch nicht so nahe an das Achsenskelet; die Anordnung der Radien ist auf diesem Stadium eine beinahe streng metamere. In den distalen Abschnitten der Strahlen ist der Knorpel weniger ausgebildet als in den proximalen, folglich ist die Entwicklungsrichtung eine axifugale. Die Anlage des

Skelettes in dieser Flosse findet auch bei *Torpedo* später als in den andern statt.

In der hypochordalen Caudalis schließt beim 22 mm langen *Torpedo* eine sehr dichte Masse von skeletogenem Mesenchym unmittelbar an das Achsenskelet an. Ungefähr in der Mitte der Flosse, etwas näher zum vorderen Teile, beginnt in dieser Masse die Anlage von Innenradien in der Form von Zellverdichtungen, die direkt, einem jeden Bogenpaare entsprechend, an die unteren Bögen anschließen. In den mittleren Radien schlägt auch eben die Verknorpelung ein; die Richtung der histologischen Differenzierung der Anlagen ist eine deutliche proximodistale, das Gewebe ist am höchsten in den, an die Hämalbögen stoßenden Teilen ausgebildet. Auf dem folgenden Stadium (33 mm) ist schon eine ganze Reihe gut entwickelter Knorpelradien vorhanden, welche ihrer Ausbildung nach Hämaldornen genannt werden können, wenn man dabei auch nicht vergessen darf, daß sie zum Teil doch wahrscheinlich noch auf Kosten eines vom Achsenskelet genetisch unabhängigen Materials, welches in der skeletogenen Platte eingeschlossen sein muß, aufgebaut werden. Separate Anlagen sind auch in den vordersten Abschnitten nicht vorhanden; alle Radien bilden mit den entsprechenden Bögen ein Stück. Ich muß noch bemerken, daß an vier Hämaldornen im vorderen Teile der Flosse selbständige deutlich knorpelige Endglieder sitzen (bei erwachsenen *Torpedo* wurden sie schon von P. Mayer (86) beschrieben), weiter cranialwärts ist auf einem Dornfortsatze noch ein deutliches prochondrales Glied vorhanden, es ist im Anfange der Verknorpelung getroffen und noch weiter sitzen auf ein bis zwei Dornen kleine prochondrale Hütchen; ein deutliches knorpeliges Endglied ist auch auf dem letzten Fortsatze vorhanden. Diese Glieder verknorpeln, wie die genannten Übergangsstadien zeigen, selbständig; ob man ihnen auch eine größere phylogenetische Bedeutung zuschreiben und sie als Überreste einer ehemaligen Gliederung deuten kann, glaube ich kaum; der Aufbau des Skelettes im allgemeinen ist unzweifelhaft verändert, es ist nur weniges primitiv und die Gliederung, die auch beim erwachsenen Tiere besteht, kann immer eine Neuerwerbung, eine Anpassung an die Förderungen der Funktion sein.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen der Entwicklung aller unpaaren Flossen von *Torpedo* und denjenigen von *Scyllium* und *Mustelus* besteht in der deutlich in allen Teilen ausgesprochenen axifugalen Ausbildungsrichtung, indem bei den letzteren Formen die Entwicklung in zwei Richtungen geht — sie beginnt mit einem mittleren Punkte, um von hier aus wie distalwärts so auch proximalwärts fortzuschreiten, und nur im hinteren Abschnitte der hypochordalen Caudalis ist die Entfaltungsrichtung eine rein axifugale.

Aus alle dem gesagten können wir folgende Schlußfolgerungen machen: Das Skelet der beiden Dorsales, Analis und der epichordalen Caudalis stellen Gebilde vor, die embryonal völlig unabhängig vom Achsenskelet angelegt werden und nur sekundär mit fortschreitendem Wachstum sich dem letzten nähern können. Es ist wahrscheinlich, daß auch in der Phylogenese diese Bildungen unabhängig vom Achsenskelet entstanden und mit dem letzten nur sekundär in Berührung kommen können (Verwachsungen scheinen, bei Squaliden wenigstens, auch im ausgebildeten Zustande nicht vorzukommen). Die Radienzahl war primär wahrscheinlich eins pro Körpermetamer, wie es nach der Zahl von Muskelknospen, die im allgemeinen den Skeletradien entsprechen, zu schließen ist. Mit zunehmender »Konzentration« wurde die Radien- und Muskelzahl größer als die Zahl der Körpermetameren in der entsprechenden Region. Das Skelet der epichordalen Caudalis ist weniger gegliedert und wird embryonal später ausgebildet, was wahrscheinlich mit einer Reduktion in dieser Abteilung zusammenhängt. Das Skelet der hypochordalen Caudalis stellt eine Bildung doppelter Natur vor; als Bestandteile der Radien erscheinen hier einerseits Elemente der Hämalbögen und anderseits ein Material oder auch selbständig entstehende Elemente, die aus einer unabhängigen gemeinsamen Anlage stammen, ebenso wie es in allen andern Flossen geschieht. In der vorderen Region überwiegt die letztere Komponente, was auch in der selbständigen Anlage der Radien und einer nachträglichen Verschmelzung mit dem Achsenskelet ihren Ausdruck findet; einige vordere Radien können ihre Selbständigkeit auch bei erwachsenen Tieren beibehalten. Phylogenetisch müssen wir uns den entsprechenden Prozeß als ein allmähliches Anwachsen mit danachfolgender Verschmelzung mit dem Achsenskelet unabhängiger Radien von gewöhnlicher Gestalt vorstellen; die Zahl dieser Radien war etwas höher als die der Körpermetameren in der entsprechenden Region, infolge einer schon eingetretenen Konzentration dieser Flosse. Das Anwachsen der Radien schritt in der Richtung von hinten nach vorne fort und hat in dem hinteren Teile der Flosse zu einer vollen Assimilierung des primären Skelettes durch die Hämaldornen geführt; in dem vorderen Teile der Caudalis ist dieser Prozeß bei primitiven Haien auch jetzt noch nicht beendet. Wir haben ein Beispiel eines Verlustes der Selbständigkeit des einen Organes vor Augen und einer allmählichen Assimilierung desselben durch ein andres, welches seine Funktion erst indirekt, vermittelst des ersten Organes, später direkt übernommen hat. Dieser Prozeß ist durch die Notwendigkeit einer stärkeren Stütze für das wichtigste Locomotororgan des Fisches verursacht.

Chondrostei.

Die Embryonalentwicklung der unpaaren Flossen des Sterlet wurde von W. SALENSKY (80 und 99) untersucht. Die früheste Anlage der unpaaren Flossen erscheint hier als eine kontinuierliche ectodermale Falte, die unmittelbar hinter dem Kopfe beginnt, den ganzen Rücken entlang nach hinten zieht, caudal das Körperende umbiegt und ventral am hinteren Rande des Dottersackes endet. Vermittelst eines ungleichmäßigen Wachstums dieses gemeinsamen Flossensaumes werden drei örtliche Erweiterungen, den Anlagen der Dorsalis, Analis und des ventralen Schwanzlappen entsprechend, gebildet. Die Schwanzflosse ist auf frühen Stadien (zur Zeit des Ausschlüpfens) noch symmetrisch, es wird aber dann, gleichzeitig mit der Ausbildung des ventralen Schwanzlappens, die Chorda dorsalwärts gebogen und der Schwanz bekommt eine für das erwachsene Tier charakteristische heterocercale Form. Die Entwicklung des Skelettes der unpaaren Flossen hat, soweit mir bekannt, nur W. SALENSKY (99) beobachtet. Nach diesem Verfasser erscheint die erste Anlage des Skelettes als eine Mesenchymverdichtung, welche den Flossensaum an der Basis der entsprechenden Flossenanlage erfüllt; außer gemeinsamer Herkunft dieses Mesenchyms mit dem Mesenchym des Achsenskelettes ist kein andrer genetischer Zusammenhang vorhanden. Die Flossenradien werden unabhängig vom Achsenskelett als örtliche Mesenchymverdichtungen und eine nachträgliche Verknorpelung dieser Anlagen ausgebildet. Im Gegensatz zu GOETTE (78) betont SALENSKY besonders, daß nicht nur kein Zusammenhang mit »Dornfortsätzen« besteht, sondern daß von letzteren auf diesen Stadien auch noch nicht einmal Spuren vorhanden sind; außerdem entsprechen sie auch topographisch nicht den Elementen des Achsenskelettes, so daß solch ein Zusammenhang auch nicht möglich wäre. Dieses Resultat der Untersuchungen von W. SALENSKY, mit welchem auch meine Beobachtungen in vollem Einklange stehen, ist für die Lösung der Frage über die Bedeutung der Dornfortsätze der Acipenseridae, welche von einigen Forschern zum Skelet der unpaaren Flossen gerechnet werden, sehr wichtig; es ist klar, daß die Tatsachen der Ontogenese nicht zugunsten dieser Meinung sprechen. GOETTE deutet die vor der Rückenflosse liegenden Dornfortsätze, als letzte

Reste der Skeletradien einer bei den Acipenseriden verschwundenen ersten Dorsalis und die dorsalen Hautknochenschilder als umgebildete Hautstrahlen derselben Flosse. Die Untersuchungen SALENSKYS (99) über die Entwicklung dieser Schilder bei *Acipenser stellatus* lassen keinen Zweifel mehr übrig, daß sie nichts mit Flossenstrahlen zu tun haben — sie entwickeln sich ganz ähnlich den übrigen Hautzähnen (also ohne Ausbildung von Hornfäden); es sind auch in dieser Region keine andern Anlagen, weder von Innenradien einer entsprechenden Flosse noch von Muskelknospen, vorhanden; wenn eine erste Dorsalis bei den Vorfahren der Acipenseridae auch vorhanden war, so ist sie jedenfalls ohne Rest verschwunden. Meine eignen Untersuchungen bestätigen die Angaben SALENSKYS, können sie aber nur durch sehr wenige Daten über die Entwicklung der Schwanzflosse vervollständigen; eine eingehende Untersuchung der letzten konnte ich leider nicht unternehmen, da ich kein genügend volles Material zur Verfügung hatte.

Die erste Anlage des Skelettes der unpaaren Flossen erscheint auch hier in Form einer nicht besonders dichten Mesenchymplatte, die nicht deutlich begrenzt ist; diese Mesenchymverdichtung ist deutlich nur beim Vergleiche mit dem lockeren Mesenchym der übrigen Regionen der gemeinsamen Flossenfalte zu sehen; am dichtesten ist dieses Mesenchym in der Dorsalis; vom Achsenskelet ist diese Anlage in allen Flossen nicht deutlich abgegrenzt. Knorpelanlagen kommen am frühesten in der hypochordalen Caudalis zum Vorschein in Form einer Reihe von Knorpelstücken, die median direkt an der Chorda sitzen (Hypuralknorpel); es sind auf diesem frühen Stadium noch gar keine paarigen Anlagen der Teile des Achsenskelettes d. h. unterer oder oberer Bögen vorhanden. Auf einem späteren Stadium (11—12 mm lang) treten auch Anlagen paariger unterer Bögen hervor, als eine Reihe kleiner Knorpelchen, die an der Chorda zur Seite von den Schwanzgefäßen liegen und hinten unmittelbar an die Reihe der Hypuralknorpel stoßen. Auf der Fig. 11 sieht man, daß die paarigen Bögen nicht in die Region übergehen wo die unpaarigen Hypuralknorpel anfangen, und nur in einem Übergangssegmente ist neben einem knorpeligen unteren Bogen auch ein nicht deutliches prochondrales Centrum zu sehen, und in einem folgenden Segmente glaube ich an den Seiten eines Hypuralknorpels kleine, aber auch nicht deutliche, prochondrale Bogenanlagen kaum nachweisen zu können; der Übergang ist also eigentlich ein plötzlicher. Vorne kommt zu den distalen Enden der Hypuralia ein Mesenchymstreifen heran der scheinbar einer skeletogenen Platte der hypochordalen Schwanzflosse entspricht. Leider besitze ich keine folgenden

Entwicklungsstadien, es stand zu meiner Verfügung nur noch ein junger etwa 6 cm langer Sterlet; bei dem letzteren ist eine Reihe Hämalbögen vorhanden, die mit den entsprechenden Dornen zu einem Stück vereinigt sind; einige untere Bögen sind paarweise untereinander verschmolzen, eine Öffnung zum Austritt der Gefäße aus dem Hämalkanal durchbohrt dann die Mitte eines solchen doppelten Bogens (Fig. 12 *gf.o*); weiter nach hinten beginnt die Reihe der Hypuralia plötzlich ohne irgend welche Übergänge (Fig. 12 *hyp*); die caudalen Gefäße teilen sich direkt vor dem ersten Hypuralknorpel je in eine rechte und linke Arterie und Vene, die an beiden Seiten der Basen der Hypuralknorpel entlang nach hinten ziehen. Distal liegen den Enden der letzten unteren Dornen und der ersten Hypuralia ganz selbständige Endglieder an. Die morphologische Bedeutung dieser separaten Knorpelstücke kann ich nicht mit Sicherheit feststellen; es scheint mir wahrscheinlich zu sein, daß sie den letzten Überrest des ganzen oder beinahe des ganzen primären unabhängigen Skelettes der hypochordalen Schwanzflosse vorstellen; es ist aber auch möglich, daß sie nur den distalen Gliedern dieses Skelettes entsprechen; schließlich kann man auch nicht die Möglichkeit einer sekundären Abgliederung ausschließen, obwohl mir diese letztere weniger wahrscheinlich zu sein scheint. Eine vollendete Lösung dieser Frage ist nur nach einer sehr eingehenden embryologischen Untersuchung zu erwarten — eine unmittelbare Vergleichung solch weitstehender Formen wie die Chondrostei und die Selachii kann nur mit sehr großer Vorsicht unternommen werden. Es ist wahrscheinlich, daß auch bei *Acipenser* das primäre Skelet zum Teil mit dem Achsenskelet verschmolzen und durch das letztere assimiliert worden ist; jedenfalls zeigt das Vorhandensein einer skeletogenen Platte, daß das primäre unabhängige Skelet der hypochordalen Caudalis noch nicht spurlos verschwunden ist. Die unpaarigen unteren Knorpelstücke der mittleren und hinteren Region der Flosse habe ich bisher einfach Hypuralia genannt, ohne ihre morphologische Bedeutung näher zu bestimmen. Der Entwicklungsgang bei Selachiern zeigt, daß man in diesem Teile der Flosse am wenigsten sogar Spuren des primären (unabhängigen) Skelettes nachzuweisen erwarten kann, um so mehr unwahrscheinlich wäre es ihn gerade hier ganz unberührt aufzufinden; wir können die Hypuralia nicht einfach als selbständige Innenradien deuten; die Lage und auch Anlage dieser Teile unmittelbar an der Chorda spricht ebenfalls gegen eine solche Deutung. Eine Vergleichung mit den Selachiern zeigt, daß bei den Vorfahren der Acipenseridae ganz sicher paarige untere Bögen caudalwärts bis zum hinteren Ende des Schwanzes an der Chorda saßen; es ist wahrscheinlich, daß außer diesen unteren Bögen auch Hämaldornen und mit ihnen verschmolzene Radien des primären Skelettes wie bei den Selachiern vorhanden waren. Bei den Chondrostei ist im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung eine ganze Reihe paariger unterer Bögen reduziert worden, und die bei ihnen vorhandenen medianen Hypuralknorpel stellen untere Dornen vor, die als ein Verschmelzungsprodukt der Enden paariger Bögen entstanden und wahrscheinlich auch durch Anwachsen von Elementen des primären (unabhängigen) Skelettes verstärkt wurden und schließlich ihren Mutterboden, die entsprechenden Bögen verloren haben. Diese Reduktion ist wahrscheinlich durch Bedürfnisse einer größeren Biegsamkeit dieses Teiles des Achsenskelettes verursacht; eine Verschmälerung der Basis der unteren Knorpelstücke, welche eine stärkere seitliche Zusammenpressung des gesamten Skelettes bedingt hat, erleichterte natürlich intensivere seitliche Bewegungen des Schwanzes. Diese relativ größere Biegsamkeit der Schwanzflosse mußte eben unbedingt bei den Chondrostei ausgearbeitet werden, infolge stärkerer Ausbildung und Verkürzung derselben.

In der epichordalen Caudalis habe ich die frühesten Anlagen nicht gesehen; bei einem jungen Sterlet (Fig. 12) ist hier schon die volle Reihe selbständiger Knorpelstäbchen ausgebildet. Was die Zahl derselben betrifft, so kann man die Beziehungen zur Metamerenzahl nicht genau feststellen, da bei dem Sterlet in dieser Region Verschmelzungen von Metameren (Neuro-, Myo- und Skleromeren) in großem Maßstabe vorkommen, es scheinen aber im allgemeinen dieselben Beziehungen wie bei den Selachiern zu herrschen, also annähernd zwei Radien pro Metamer.

In der Rückenflosse erscheinen die Anlagen der Radien als kleine Mesenchymverdichtungen in der Mitte der skeletogenen Platte; diese Anlagen entsprechen ihrer Lage nach ziemlich genau den primären Muskelbündeln. Bei 11—12 mm langem Sterlet stellen die Radienanlagen Stäbchen von dichterem Mesenchym vor, welche distal wie proximal durch etwas lockerere Mesenchymstreifen verbunden sind; ebenso wie bei Selachiern wird das Gewebe zwischen den Anlagen etwas lockerer d. h. es wird mit der Ausbildung derselben aufgebraucht. Erste Stadien der Verknorpelung dieser Anlagen konnte ich nicht beobachten; bei dem jungen Sterlet (6 cm lang) sind schon gut ausgebildete typische dreigliedrige Innenradien vorhanden. Es ist die relative Größe der einzelnen Teile des Skelettes der unpaaren Flossen auf diesem Stadium bemerkenswert. In der Afterflosse sind die medialen Glieder aller mittleren Strahlen etwas länger als die proximalen, indem in den Randstrahlen (vorderen und hinteren Radien) schon umgekehrte Beziehungen, die für alle Innenradien des erwachsenen Fisches charakteristisch sind, ausgebildet sind. In der Rückenflosse sind die medialen Glieder der ersten zwei Radien den proximalen in der Länge ungefähr gleich, indem in den mittleren Radien das mediale Glied das größte ist. Da bei dem erwachsenen Sterlet das proximale Glied merkbar länger als das mediale ist, so müssen wir annehmen, daß die embryonalen Beziehungen der Gliederlänge auf primitivere Zustände hinweist, die früher bei den erwachsenen Vorfahren der Chondrostei vorhanden waren und auch jetzt noch bei vielen Haien erhalten sind, bei welchen die mittleren Glieder der Innenradien die größten sind. Aus der großen Ähnlichkeit, die zwischen dem Skelette der unpaaren Flossen bei Selachiern einerseits und Acipenseridae anderseits besteht, müssen wir auf eine volle Homologie zwischen deren Innenradien schließen.

Ich muß noch darauf aufmerksam machen, daß auf diesem Stadium gar kein Zusammenhang zwischen den Innenradien und den sogenannten Dornfortsätzen besteht. Bei dem jungen Sterlet sind die letzteren noch sehr klein und werden ganz sicher selbständig vom Flossenskelet angelegt (Fig. 13).

Diese wenigen Beobachtungen über die Embryonalentwicklung der unpaaren Flossen bei *Acipenser ruthenus* genügen aber völlig, um die Homologie mit den entsprechenden Teilen der Selachier anzuerkennen; die gleiche Zusammensetzung des Skelettes, ebenso wie auch die Ähnlichkeit in der Anlage und Embryonalentwicklung desselben lassen keinen Zweifel darüber übrig; der einzige Unterschied besteht in dem Vorhandensein unpaarer medianer Hypuralia in der mittleren und hinteren Region der Schwanzflosse, es wird aber dieses ohne Gezwungenheit durch die Reduktion der entsprechenden paarigen Teile (Hämalbögen) erklärt; diese Reduktion ging wahrscheinlich in der Richtung von hinten nach vorne vor und hatte in der Ausbildung einer größeren Biegsamkeit der Schwanzflosse ihren Zweck.

Wir kommen also zum Schlusse, daß die Hypuralknorpel untere Dornfortsätze vorstellen, die wahrscheinlich ebenso wie auch die Hämaldornen der Selachier Material eingeschlossen haben, das genetisch dem primär unabhängigen Skelet der unpaaren Flossen gehört, wie man das aus dem Vorhandensein einer skeletogenen Platte schließen kann; ob dabei auch selbständige Knorpelanlagen erhalten sind, müssen weitere Untersuchungen zeigen; es sind aber auch bei erwachsenen Tieren distale Knorpelstücke vorhanden, welche wahrscheinlich die letzten Rudimente des primären Skelettes vorstellen.

Holostei.

Die ersten Angaben über die Flossenentwicklung bei *Amia* und *Lepidosteus* finden wir bei B. G. Wilder[1], welcher ein Entwicklungsstadium mit einer scharf ausgesprochenen heterocercalen Form der Schwanzflosse, ähnlich einer solchen bei den Elasmobranchii und Chondrostei, bei diesen Fischen nachgewiesen hat; diese Heterocercie wird während des weiteren Wachstums allmählich durch eine Reduktion des dorsalen Schwanzlappens verwischt. Agassiz (78) beschreibt eingehend die Entwicklung der äußeren Form des *Lepidosteus;* er schildert eine kontinuierliche Flossenfalte, innerhalb welcher die definitiven Flossen angelegt werden, welch letztere dann durch partielle Reduktion der Falte voneinander getrennt werden. Bei F. M. Balfour und W. N. Parker (82) findet man wieder eine Beschreibung der Entwicklung der äußeren Form und nur sehr dürftige Angaben über die Entwicklung des Skelettes; in der Schwanzflosse beschrieben sie die Anlage paariger unterer Bögen, die unter der Caudalvene miteinander verschmelzen und in lange Dornfortsätze, die zum Stützen der Hautstrahlen dienen, übergehen. Auf diese wenigen Facta ist alles das, was wir über die Entwicklung der unpaaren Flossen bei den Holostei kennen, beschränkt.

In den nächstfolgenden Zeilen stelle ich die Resultate meiner Untersuchungen an *Amia calva* und *Lepidosteus osseus* dar.

Amia calva.

Die Ectodermfalte wird auf sehr frühen Stadien ausgebildet, sowie der hintere Teil des Körpers in der Form eines langen vom Dotter getrennten Auswuchses erscheint. Die Falte umgibt das ganze freie hintere Ende des Körpers wie dorsal so auch ventral. Der After liegt ungefähr in der Mitte dieses Körperteiles; folglich entspricht ungefähr die Hälfte des ventralen Hautsaumes einer präanalen Flosse. Die Ausbildung der ganzen Falte geht ziemlich gleichmäßig vor; etwas progressiert nur die Schwanzregion. Auf späteren Stadien wird durch etwas intensivere Entwicklung die ventrale Seite der Schwanzregion, speziell die hypochordale Caudalis und die Analis, gekennzeichnet, und teilweise auch der hintere Teil der Präanalflosse.

In die Falte dringt Mesenchym ein, welches ganz gleichmäßig verteilt wird. Noch auf 6 mm langen Stadien bildet das Mesenchym ein ganz gleichmäßiges Netzwerk, welches den dreieckigen Raum zwischen den ectodermalen Seitenwänden, den Enden der Myotome und dem Medullarrohre erfüllt, aber schon auf den nächstfolgenden Stadien ($6^1/_2$ mm lang) sind die Mesenchymzellen (oder richtiger deren Kerne) etwas dichter an den Wänden angeordnet als in der Mitte. Bei einer 9 mm langen Larve sind alle Zellen auseinandergerückt und haben unmittelbar unter dem Ectoderm eine kontinuierliche sehr scharf begrenzte Schicht gebildet; dabei bleiben aber diese Mesodermzellen der rechten und linken Seite untereinander vermittelst sehr zahlreicher protoplasmatischer Fortsätze verbunden, die hauptsächlich in der Querrichtung angeordnet sind, aber auch durch Anastomosen andrer Richtung kommunizieren; es hat den Anschein, als ob das ganze Netz der protoplasmatischen Fortsätze auf der Stelle geblieben ist, und nur die Kerne innerhalb desselben zu den Seitenwänden übergewandert sind; man kann sich diesen Prozeß leicht vorstellen, wenn man annimmt, daß dieses Auseinanderrücken der Kerne passiv durch eine Art fließender Bewegung des Plasma innerhalb der pseudopodienartigen Fortsätze der Mesenchymzellen erzielt wird. Wie es denn auch sein soll, es ist jetzt die ganze Flossenfalte mit einem eigenartigen sekundär zellfreiem Gallertgewebe gefüllt, ein sekundäres embryonales Mesostroma im Sinne STUDNIČKAS[1]. Dieser Prozeß findet in allen unpaaren Flossenanlagen, die präanale Flosse mitgerechnet, statt; in der letzten ist nur die Zahl der Mesenchymzellen verhältnismäßig viel niedriger. In dem Bereiche der Rücken- und Afterflosse, wo auf diesem Stadium Muskelknospen schon vorhanden sind, werden die Enden der letzteren ebenfalls durch die Mesodermschicht bedeckt. Innerhalb dieser Schicht werden dann die Hornfäden ausgebildet. Die letzteren werden in allen Flossen entwickelt, die Präanalflosse nicht ausgeschlossen, in dieser treten sie nur merkbar später auf. Zum erstenmal sehe ich dünne Hornfäden bei 10 mm langen Larven, in der Präanalflosse aber erst auf einem 14 mm langem Stadium.

---

[1] B. G. Wilder, Notes on the North American Ganoids, *Amia, Lepidosteus, Acipenser* and *Polyodon.* Proc. Amer. Assoc. for the Advancement of Science, 1875.

Mit der Ausbildung der Hornfäden ist die Entwicklung der Präanalflosse beendet. Die maximale Entfaltung wird bei etwa 16 mm langen Larven erreicht; bei Larven über 20 mm Körperlänge wird diese Flosse schon reduziert, aber auch bei einer 26 mm langen *Amia calva* ist sie noch in der Form einer kleinen schmalen Flosse unmittelbar vor dem After deutlich zu sehen; bei einer jungen 5 cm langen *Amia* konnte ich die präanale Flosse nicht mehr nachweisen. Die Hornfäden sind hier merkbar dünner und kürzer als in den andern Flossen; gut ausgebildet sind sie nur im hinteren Teile der Flosse, weiter nach vorne werden sie immer kürzer, liegen nur in dem distalen Abschnitt der Falte und verschwinden cranialwärts bald ganz. Die präanale Flosse stellt ein für die Teleostomi sehr charakteristisches Larvenorgan vor. Es wurde die Meinung ausgesprochen (P. Mayer) es sei diese eine embryonale Falte, welche durch den Schwund des Dotters bedingt ist und höchstens als Kiel zur Erhaltung des Gleichgewichtes bei Fischen mit voluminösem Dottersacke dient; aber das Vorhandensein von Hornfäden, welche von Harrison (93) bei den Teleostiern nachgewiesen sind, zeigt, daß der morphologische Wert der präanalen Flossenfalte höher sein muß. Jedenfalls ist die Entwicklung derselben nicht durch das Einziehen des Dotters bedingt: der hintere Teil des Rumpfes, ebenso wie auch der Schwanz, wachsen sehr schnell aus und werden vom Dottersack auf einem sehr frühen Stadium getrennt; der After liegt ungefähr in der Mitte dieses freien Auswuchses; auf dem letzteren wird dann die Ectodermfalte ausgebildet; das progressive Wachstum der präanalen Flosse, und besonders ihres hinteren Abschnittes fällt auf etwas spätere Stadien. Die Präanalflosse hat mindestens den Wert eines selbständig ausgebildeten Larvenorganes. Der Gedanke, sie sei mit der präanalen Flosse des Amphioxus zu homologisieren, scheint mir nicht ganz ausgeschlossen zu sein. Bei den Teleostomi sind die Eier klein und die ausgeschlüpften Larven verhältnismäßig hilflos, und doch sind sie gezwungen, ein selbständiges Leben zu führen, welches natürlich mit der Lebensweise des erwachsenen Fisches nicht übereinstimmt; diesem entsprechend ist auch das Bedürfnis an speziellen Larvenorganen verständlich; in diesem Sinne konnten auch Merkmale, die von frühen Vorfahren geerbt sind, ausgenutzt und in dieser Weise fixiert werden. Bei den Selachiern, die immer verhältnismäßig große Eier besitzen, stimmen die ausgeschlüpften jungen Fische der Lebensweise nach viel mehr mit dem erwachsenen Tiere überein, als bei den Teleostomi, und ihrer hohen Ausbildung entsprechend, sind auch keine speziellen Larvenorgane erforderlich; ein nicht mehr nötiges Organ, welches auch von der Larve nicht ausgenützt wurde, ist bei diesen Formen ohne Rest verschwunden. In dieser Weise kann man sich die Tatsache erklären, daß bei den Selachiern die Präanalflosse nicht erhalten geblieben ist, während sie bei Teleostierlarven noch vorhanden ist. Es wird dieses auch nicht so paradox erscheinen, wenn wir bedenken, daß überhaupt der ganze Flossensaum bei den Selachiern schwächer ausgebildet ist als bei den Teleostomi, und daß in einigen Fällen bei den ersten sogar eine getrennte Anlage der definitiven Flossen nachgewiesen wurde; in diesem Falle, wie auch in vielen andern in denselben unpaaren Flossen, ist ein sicher primitives Merkmal viel besser bei im allgemeinen viel höher organisierten Formen erhalten.

---

[1] F. K. STUDNIČKA, Das Mesenchym und das Mesostroma der Froschlarven und deren Produkte. Anat. Anz. Bd. XL. 1911. Das Gewebe der Chorda dorsalis usw. Anat. Anz. Bd. XXXVIII. 1911.

Wir haben gesehen, daß die erste Portion des in die Flossenanlage eingedrungenen Mesoderms völlig zur Bildung der Cutis und des Hautskelettes verwendet wird. Das auf diesen Stadien noch im Bereiche des Körpers selbst zwischen dem Medullarrohr und der Flossenbasis liegende ziemlich lockere Mesenchym verbreitert sich durch Zellvermehrung und dringt in die Flossenbasis ein; hier wird es auf späteren Stadien in der Form eines gleichmäßigen Netzes zwischen den Enden der Myotome einerseits und den distalen Enden der Muskelanlagen anderseits verteilt; dieses Mesenchym besteht aus Elementen, die zur Ausbildung der Innenradien bestimmt sind und wahrscheinlich auch zum Teil in Bindegewebe umgewandelt werden. Die Anlage des Innenskelettes stellt also bei 11—13 mm langen *Amia*-Larven einen gleichmäßigen Streifen undifferenzierter und also weder der Form noch der Lage nach näher bestimmbarer mesenchymatöser Zellen vor, welcher im Bereiche der Muskelanlagen liegt; wenn ich doch schon von einer Skeletanlage spreche, so will ich damit nur sagen, daß die hier liegenden Zellen zum größten Teile zum Aufbau des Skelettes Verwendung finden. Von einem 13 mm langen Stadium beginnend, erscheinen in der Afterflosse, und bei einem 14 mm langen *Amia* in der Rückenflosse die ersten Zeichen einer Lokalisierung der Anlagen einzelner Strahlen; das Aussehen dieser Anlagen ist höchst charakteristisch — es sind kleine Anhäufungen mesenchymatöser Zellen, welche die Form in proximodistaler Richtung ausgedehnter und etwas nach hinten geneigter Stäbchen besitzen und untereinander vermittelst quer ausgespannter protoplasmatischer Fortsätze verbunden sind, in welchen hier und da einige Kerne liegen. Auf der Fig. 14 ist ein Schnitt durch die Radienanlage in dem hinteren Teile der Analis einer 14 mm langen *Amia* abgebildet. Es scheint mir, daß das Aussehen dieser Anlagen ganz entschieden dafür spricht, daß die Mesenchymverdichtungen, welche die erste Anlage der Flossenträger (Innenradien) vorstellen, nicht durch eine örtliche Zellvermehrung, sondern infolge Zusammenziehens der Zellen zu gewissen Centren zustande kommen. Auch auf späteren Stadien, wie z. B. in dem hinteren Teile der Dorsalis einer 16 mm langen *Amia*, wie es auf der Fig. 15 abgebildet ist, die einen medianen Schnitt durch diese Region darstellt, ist immer noch dasselbe Bild zu sehen; obwohl die Innenradien jetzt schon vorknorpelig ausgebildet sind, kann man zwischen denselben noch sehr schön die quer ausgespannten protoplasmatischen Fäden mit den auf sie aufgereihten Kernen sehen; es ist zweifellos, daß das Zusammenziehen der Mesenchymzellen zu den Radienanlagen immer noch in vollem Gange ist; folglich müssen wir annehmen, daß nicht nur die erste Anlage, sondern auch das weitere Wachstum der Flossenträger einige Zeit lang nicht nur durch Zellteilung in der Anlage selbst fortschreitet, sondern auch durch Zellvermehrung in den dazwischen liegenden Regionen. Es findet also ein deutliches Appositionswachstum der Anlage statt.

Es scheint mir, daß diese Beobachtungen dafür sprechen, daß die in die Flossenfalte eindringenden Mesenchymzellen die erste Zeit ganz indifferent sind: alle Zellen scheinen gleich intensiv sich zu vermehren, eine beliebige Zelle kann in die eine wie auch in die andre Anlage geraten; diejenigen Zellen aber, welche anfangs eine Zwischenlage zwischen den einzelnen Radienanlagen angenommen haben, unterliegen einer multiplen Teilung, indem sie immerzu neue Zellen, abwechselnd in den einen und den andern Radius abliefern, und schließlich scheinen die Abkömmlinge derselben Zellen auch als Bindegewebe dieselbe Lage zeitlebens zu bewahren. Die Vermehrungsintensität der Zellen einer gewissen Region hängt nicht von der Lokalisation einzelner Flossenträger ab, sondern nur von der Höhe der Ausbildung in diesem Orte des Flossenskelettes als Ganzes, und ist z. B. in der Afterflosse höher als in der Rückenflosse, und in dem mittleren Teile der letzteren etwas höher als in dem hinteren derselben.

Schon von Anfang an ist es zu sehen, daß das Mesenchym in den distalen Abschnitten der Anlage etwas dichter ist; hier scheint die Zellvermehrung etwas intensiver fortzuschreiten, wenn auch die distalen Glieder der Flossenträger Gebilde vorstellen, die einer unverkennbaren Reduktion unterliegen, dieses zeigt noch einmal, daß die Zellteilungsintensität auf diesen Stadien nur der Ausbildungshöhe des ganzen Flossenträgers, aber nicht der seiner einzelnen Teile entspricht. Das Zusammenziehen der Mesenchymzellen ist ein Appositionswachstum, und da es mit den distalen Abschnitten beginnt, und dann allmählich auf weiter proximal liegende Teile übergeht, so ist dieses Wachstum ein axipetales.

Der beschriebene Entwicklungsmodus der Innenradien scheint selten so deutlich ausgesprochen zu sein; schon bei dem verhältnismäßig nahestehenden *Lepidosteus* sind die Bilder weniger klar, das Mesenchym ist dichter und bildet schon vor der Radienanlage eine ziemlich kompakte Masse; ebenso bei den Teleostiern. Der Vorteil solcher Verschiebungsprozesse während der früheren Ausbildung der Flossenträger ist klar — alle Mesodermzellen einer gewissen Region nehmen an dem Aufbau des Skelettes Anteil, es sind keine untätigen oder wenig tätigen Zellen vorhanden und folglich geht die Zellvermehrung mit größter Intensität vor; durch aktives Zusammenziehen der Zellen wird eine schnelle Anlage erzielt und außerdem, zur Zeit wo die histologische Differenzierung der Anlage schon begonnen und prochondrale Grundsubstanz schon vorhanden ist, findet noch ein Appositionswachstum, auf Kosten zur Anlage hinzukommender Zwischenzellen, statt; hierdurch wird ein viel schnelleres Wachstum der Anlage bedingt, als es durch eine Vermehrung der Zellen nur innerhalb der Anlage selbst, welche ihrer höheren histologischen Differenzierung wegen ganz gewiß sich nicht so schnell teilen können, zustande kommen könnte.

Ich habe schon darauf aufmerksam gemacht, daß in einer jeden Flossenträgeranlage die Wachstumsintensität der einzelnen Teile scheinbar nicht von der Ausbildungshöhe entsprechender Abschnitte des erwachsenen Tieres abhängt, aber dieses nur bevor eine Gliederung eingetreten ist. Die progressive Entwicklung der distalen Abschnitte der Flossenträger entspricht nicht der phylogenetischen Ausbildung dieser Teile: letztere sind unverkennbar in Reduktion begriffen; folglich liegt im Grunde dieser ontogenetischen Vorgänge nicht eine Caenogenese, dessen Einfluß hier später vor Augen tritt, sondern gerade ein umgekehrter und also wahrscheinlich primärer, palingenetischer Faktor.

Gleichzeitig mit der fortschreitenden Verknorpelung der gemeinsamen prochondralen Anlage, tritt auch die Gliederung derselben in zwei Abschnitte ein — einen größeren proximalen und einen etwas kürzeren distalen (definitiv medianen) (Fig. 40, 41). Die Gliederung geht in gewöhnlicher Weise vor: zwischen zwei durch accelerierte histologische Differenzierung ausgezeichneten Abschnitten bleibt ein Grenzstreifen in seiner Entwicklung stehen, d. h. behält eine Zeitlang den prochondralen Charakter, um später in Bindegewebe überzugehen. Die Form der Flossenträger verändert sich etwas; auf frühen Stadien sind es distal erweiterte und proximal allmählich dünner werdende gerade Stäbchen (Fig. 15), jetzt ist dieser Unterschied zwischen beiden Enden der Stäbchen viel schwächer ausgeprägt und sie selbst werden an der Grenze zwischen beiden Abteilungen etwas umgeknickt, so daß der gesamte Flossenträger gebogen, mit dem offenen Winkel nach hinten sehend, erscheint (Fig. 41, 17). Gleichzeitig dauert auch noch das Appositionswachstum der proximalen Enden der Flossenträger, auf

Kosten des dazwischen liegenden, sehr intensiv sich vermehrenden Mesenchym. Auf den Schnitten durch solche schon knorpelige Flossenträger sieht man starke Ströme mesenchymatöser Zellen, die sich zu dessen Ende hin richten. Auf der Fig. 16 ist es zu sehen, daß die Anordnung der Zellen sehr der Anordnung von Eisenspänen nach den Kraftlinien einer Reihe Magneten ähnlich ist, und diese Ähnlichkeit ist ganz gewiß keine zufällige: die Anlage der Skeletteile stellen wahre Attraktionscentren für die entsprechenden Zellen vor.

Also muß auch auf diesen verhältnismäßig späten Stadien ein intensives axipetales Wachstum der Anlagen stattfinden.

Mit der Gliederung der Anlage in zwei Abschnitte wird das Wachstum eines jeden desselben durch offenbar caenogenetische Faktoren bestimmt: es unterliegt einer Acceleration im progressiven proximalen Gliede und einer Retardation im regressiven medialen. Das schnelle Wachstum des proximalen Gliedes führt sehr bald zu einer großen Differenz zwischen diesen Abschnitten, welche noch beträchtlicher beim erwachsenen Tiere wird.

Die Anlage des dritten, distalen Gliedes verspätet sich sehr stark im Vergleich mit den zwei ersten und kommt demgemäß auch etwas anders zustande. Das den distalen Enden der Flossenträger anliegende Mesenchym wird immer dichter und bildet eine Art ihnen aufsitzender Hütchen (Fig. 17 *dist*). In diesen Mesenchymhütchen findet später eine Bildung von Knorpelgewebe aus einem selbständigen Centrum statt (Fig. 18 *dist*). Das in dieser Weise angelegte Endglied bleibt auch im Laufe der weiteren Entwicklung stark in der Wachstumsschnelligkeit den übrigen Teilen des Flossenträgers gegenüber zurück, und erscheint beim erwachsenen Tiere nur als ein kleines Knorpelkügelchen, welches mit dem entsprechenden Hautstrahle verbunden ist.

Wir haben also gesehen, daß von Anfang an das proximale Glied das größte ist; der Unterschied zwischen den beiden ersten Gliedern ist aber auf den ersten Stadien nicht sehr groß (Fig. 40), das zweite (später mediale) Glied ist sogar etwas dicker als das proximale, und auf noch indifferenten Stadien zeichnet sich gerade der distale Abschnitt der Anlage durch progressive Entfaltung aus; diese letztere, ebenso wie die relative Größe des mittleren Gliedes auf frühen Stadien, weist auf eine größere Bedeutung dieses Abschnittes bei den Vorfahren der Holostei hin.

Was die Beziehungen zwischen Muskelanlagen und dem Skelette betrifft, so können wir sagen, daß die Flossenträger nur dann angelegt werden, wenn in den ersten schon die Ausbildung von Muskelfibrillen beginnt. Die Reihenfolge der Anlagen ist eine und dieselbe in beiden Fällen: sie erscheinen im allgemeinen beinahe synchron, nur eilen sie etwas in einer vorderen Region der Flosse (aber nicht die ersten Strahlen) voraus, und bleiben im hinteren Teile etwas zurück (Fig. 38 und 40); wir haben also eine Kombination zweier Entwicklungsrichtungen: 1. von vorne nach hinten und 2. von der Mitte zu den Rändern hin zu. Einer jeden primären Muskelanlage entspricht ein Flossenträger. Was die Lage der Skeletanlagen betrifft, so werden sie ungefähr zwischen zwei hintereinander folgenden Muskelanlagen angeordnet (Fig. 38, 40), dabei etwas näher zur hinteren als zu der vorhergehenden; das distale etwas abgebogene Ende der Anlage kommt beinahe völlig in den Bereich des hinteren Paares der primären Musculi radiales (Fig. 40, 41). Da die zwei stärksten Muskeln, die aus der primären Anlage ausgebildet werden, der Musculus inclinator und besonders der M. erector, bei dem erwachsenen Tiere zwischen zwei hintereinander folgenden Flossenträgern liegen und distal am Hautstrahle, welcher dem vorhergehenden Flossenträger ansitzt, inserieren, so ist es klar, daß die entsprechende Lage der Anlagen durch die Beziehungen der Muskulatur zum Skelette bei erwachsenen Tieren verursacht ist und folglich auch keine größere phylogenetische Bedeutung hat.

Die Schwanzflosse.

Bei einer jungen *Amia*-Larve, 11 mm lang, ist eine ganze Reihe kleiner prochondraler Bögen vorhanden die zu den Seiten von den Caudalgefäßen liegen; hinten bricht diese Reihe plötzlich ab, und unmittelbar darauf folgen median zwei unpaarige prochondrale Hypuralia; die Caudalgefäße, d. h. die Arterie und die Vene gabeln sich direkt hinter dem letzten Bogenpaare in zwei nach hinten zur Seite von den medianen Anlagen (Hypuralia) ziehende Gefäße. Bei einer 12 mm langen *Amia* ist das erste Hypuralelement schon verknorpelt und dahinter sieht man noch zwei vorknorpelige Anlagen; distal sind diese Anlagen durch einen Streifen von dichterem Mesenchym verbunden. Es ist klar, daß die Ausbildung der Hypuralknorpel von vorne nach hinten fortschreitet. Auf einem folgenden, 14 mm langen Stadium, sind die letzten sieben unteren Bögen mit ihren Enden zur Bildung eines Dornfortsatzes zusammengeschmolzen; die hinteren derselben sind schon beträchtlich in die Länge ausgewachsen; auf diesem Stadium kann man deutlich sehen, daß die Verschmelzung der unteren Bögen und Bildung der unteren Dornfortsätze in einer mittleren Region der Schwanzflosse mit dem letzten Bogenpaare beginnt. Es sind jetzt vier knorpelige Hypuralia und dahinter noch zwei kleine prochondrale Anlagen vorhanden.

Wir können sagen, daß die Ausbildung der unpaaren Stützelemente der hypochordalen Caudalis (also der Dornen und Hypuralia zusammengenommen) von einem mittleren Punkte allmählich nach hinten (die Hypuralia) und nach vorne (die Dornen) fortschreitet. Alle unpaarigen Skeletteile sind untereinander durch einen Mesenchymstreifen, welcher zwischen den unteren Enden derselben ausgespannt ist, verbunden; es sind hier spindelförmige Mesenchymzellen und dieselbe charakteristische Anordnung derselben, wie auch in den übrigen unpaaren Flossen vorhanden; aber da diese Zellen von Anfang an Skeletteile, die als Auswüchse des Achsenskelettes erscheinen, verbinden, und ich auf keinem Stadium eine vom letzteren unabhängige Mesenchymzellen-Anhäufung nachweisen konnte, so müssen wir sie auch als zum Achsenskelet gehörig betrachten; als Bestandteile dieses axialen Mesoderms, welches in der Form eines die wachsenden Skeletteile der hypochordalen Caudalis verbindenden Mesenchymstreifens erscheint und mit dem Wachstum derselben distalwärts verschoben wird, konnten vielleicht auch Zellen, die genetisch dem früher unabhängigen Skelette dieser Flosse (wie bei den Selachiern) gehören, hinzugekommen sein, aber das Vorhandensein eines solchen Materials können wir nicht mit Hilfe der uns zugänglichen Methoden nachweisen; wir müssen konstatieren, daß alle Mesenchymzellen, wie nach der Form, so auch ihrer Lokalisation nach, auf allen Entwicklungsstufen gleichwertig erscheinen; in diesem Falle müssen wir sie alle zum Achsenskelet zurechnen und die auf Kosten derselben auswachsenden Fortsätze und Hypuralia müssen als richtige Hämaldornen bezeichnet werden (über die Bedeutung der Hypuralia als Dornen, welche die entsprechenden Bogenstücke verloren haben, wurde schon früher bei der Beschreibung des *Acipenser* gesprochen). Das Skelet der Schwanzflosse einer 16 mm langen *Amia*-Larve ist auf der Fig. 19 abgebildet. Auf diesem Stadium ist eine Reihe gut ausgebildeter unterer Dornfortsätze vorhanden, die unmittelbar durch die Reihe der Hypuralia fortgesetzt wird; auf Fig. 19 bezeichnet *sp* den letzten Hämaldorn und *hyp* den ersten Hypuralknorpel; letztere unterscheiden sich von den ersteren nur durch ihre mediane Lage, sie haben die entsprechenden paarigen unteren Bögen verloren und stoßen direkt an die Chorda. Solche Knorpelstücke sind auf diesem Stadium in der Zahl sechs vorhanden, dahinter liegt noch eine mediane prochondrale Anlage und schließlich noch eine mesenchymatöse (auf der Zeichnung nicht abgebildete). In der Reihe der unteren Bögen ist eine

Unregelmäßigkeit (als Variation) vorhanden, die auf eine Ausbildung einer gewissen Unabhängigkeit zwischen den letzten Dornen und den entsprechenden Bögen hinweist — es ist ein überflüssiger unterer Bogen ohne entsprechenden Dornfortsatz zu sehen (Fig. 19). Eine Rekonstruktion des Skelettes der Schwanzflosse einer 19 mm langen *Amia* ist auf der Fig. 52 abgebildet. Auf diesem Stadium ist durch Verschmelzung der Enden der Neuralbögen in der Caudalregion eine ganze Reihe oberer Dornfortsätze gebildet; die größten dieser Dornen liegen ungefähr in der Mitte der Schwanzflosse (den stärksten unteren Dornen gegenüber); weiter hinten ist noch eine Reihe paariger untereinander noch nicht verbundener Neuralbögen vorhanden. Die Ausbildung der oberen Dornfortsätze beginnt also ebenfalls in einem gewissen mittleren Punkte der Schwanzflosse und schreitet von hier aus wie caudal- so auch cranialwärts vor. Auch bei dieser Larve ist eine Unregelmäßigkeit zu sehen: auf einem Paare unterer Bögen (dem vorletzten) sitzen zwei Dornfortsätze (Fig. 52). Bei einer 21 mm langen *Amia calva* sind außerhalb dem Achsenskelet dorsal hinter und über dem letzten Dornfortsatze zwei selbständige Flecke von dichterem Mesenchym zum Vorscheine getreten, der caudalste ist etwas ansehnlicher als der vordere. Auf einem folgenden Stadium (26 mm lang) ist jetzt an Stelle der hinteren Verdichtung ein kleines Knorpelstück ausgebildet (Fig. 53 *R*); die vordere Anlage ist noch als eine, jetzt aber sehr dichte, Mesenchymanhäufung zu sehen. Bei einer jungen 50 mm langen *Amia* sind dorsal vier selbständige Strahlen vorhanden, der caudalste ist der längste und der vorderste der kürzeste Strahl. Diese Strahlen stellen nicht losgelöste Dornen vor, da in denselben Segmenten, in welchen sie liegen auch richtige Dornfortsätze vorhanden sind (Fig. 56 *R*); sie gehören überhaupt nicht zum Achsenskelet, da sie der Anordnung nach nicht der Metamerie des letzteren entsprechen, und da sie, dieses ist besonders wichtig, unabhängig und in einer bedeutenden Entfernung von den Teilen des Achsenskelettes angelegt werden (Fig. 53), und nähern sich dem letzteren nur auf späteren Entwicklungsstadien (Fig. 56); außerdem sind diese Strahlen beim jungen Fische verhältnismäßig stärker ausgebildet als beim erwachsenen, was als Hinweis auf die wahrscheinlich rudimentäre Natur dieser Gebilde angenommen werden kann. Beim erwachsenen Fische habe ich nur drei solche Strahlen gefunden, es ist aber möglich, daß ich während der nicht allzu sorgfältigen Präparierung (ich kannte diese Gebilde noch nicht) den vordersten abgerissen habe.

Wir haben gesehen, daß bei den Selachiern und Chondrostei das

Skelet der epichordalen Caudalis aus einer Reihe vom Achsenskelet unabhängiger Knorpelradien zusammengesetzt wird. Bei den Holostei trägt eine Reihe hier gut ausgebildeter Dornfortsätze die Stützfunktion (jedenfalls sehr beschränkte, da sie keine Hautstrahlen stützen), indem die Radien der epichordalen Caudalis bei ihnen reduziert sind. Die bei *Amia* unabhängig vom Achsenskelet auftretenden vier Radien stellen eben unzweifelhaft die letzten Rudimente des primären Skelettes der epichordalen Schwanzflosse vor; der letzte und stärkste dieser Radien hat auch seine ursprüngliche Funktion noch nicht verloren — er stützt die einzigen vier bis fünf kleinen epichordalen Hautstrahlen.

Lepidosteus osseus.

Bei einer 13 mm langen Larve von *Lepidosteus* ist schon das Skelet der unpaaren Flossen als kleine deutlich begrenzte Mesenchymverdichtung an der Basis der den definitiven Flossen entsprechenden Teile der kontinuierlichen Flossenfalte angelegt; diese skeletogene Mesenchymplatte liegt medial im Bereiche der Muskelknospen und ist vom Achsenskelet durch eine Strecke sehr lockeren Mesenchyms getrennt. Auf einem 16 mm langen Stadium werden in der Analis die einzelnen Innenradien in Form örtlicher Mesenchymverdichtungen, die proximal in der skeletogenen Platte auftreten, angelegt; distal ist die Mesenchymplatte noch in der Form eines einheitlichen gleichmäßigen und ziemlich breiten skeletogenen Streifens erhalten (Fig. 20); die Zellen des letzteren sind sehr dicht zusammengedrängt, beinahe dichter als in den Radienanlagen selbst. Zwischen den Anlagen der Radien ist das Mesenchym jetzt ziemlich locker, die Zellen sind spindelförmig und in Reihen quer zwischen den Anlagen angeordnet (Fig. 20), was auf ein fortschreitendes intensives Appositionswachstum der Radien auf Kosten des dazwischen liegenden skeletogenen Gewebes hinweist. Offenbar geht die Anlage der Radien in derselben Weise vor sich wie bei *Amia* (also durch ein Zusammenziehen der Zellen zu gewissen Centren), aber mit dem Unterschiede, daß das Mesenchym in der Anlage dichter ist und in der Form einer deutlich begrenzten Platte erscheint; bei *Amia* konnten wir eine solche nicht nachweisen; dieser Unterschied steht wahrscheinlich mit einer stärkeren Konzentration und stärkerer Ausbildung des Skelettes der unpaaren Flossen bei *Lepidosteus* im Zusammenhange. In der Rückenflosse sind auf dem letzterwähnten Stadium (16 mm) in der skeletogenen Platte noch gar keine Differenzierungserscheinungen nachweisbar, die auf beginnende Anlage einzelner Radien hinweisen könnten. Bei einem 21 mm langen *Lepidosteus* sind die Radien in der

Dorsalis vorknorpelig; distal sind die Anlagen der einzelnen Radien durch einen Streifen von sehr dichtem Mesenchym verbunden, derselbe ist jetzt aber schon merkbar schmäler als auf dem vorhergehenden Stadium, offenbar sind die Zellen mit der Weiterausbildung der Radien aufgebraucht. Zwischen den Radien ist das Mesenchym ziemlich locker; spindelförmige Zellen sind noch vorhanden, sie haben aber nicht mehr eine so streng regelmäßige Anordnung; proximal zwischen den Radienenden liegen die Mesenchymzellen dichter und sind in queren Reihen angeordnet, was auf ein intensives axipetales Wachstum hinweist. In der Analis ist die Ausbildung des Skelettes schon etwas weiter fortgeschritten; es ist schon eine eben beginnende Verknorpelung nachweisbar, welche durch die ersten Andeutungen einer Grenze zwischen dem proximalen und dem medialen Gliede als eine Stelle, wo die histologische Differenzierung zurückbleibt, begleitet wird. Distal ist noch ein die Enden der Radien verbindender Mesenchymstreifen vorhanden, proximal sind noch spärliche spindelförmige Zellen aufgespannt. Auf einem 26 mm langen Stadium sind die beiden Hauptglieder völlig verknorpelt; auch jetzt noch sind die distalen Enden der Radien durch einen schmalen Mesenchymstreifen verbunden (Fig. 21 *d. St*); zwischen den proximalen Enden benachbarter Radien sind deutlich aufgespannte spindelförmige Mesenchymzellen zu sehen (Fig. 21 *pr. St*); ebenso sind auch die Grenzen zwischen den zwei Hauptgliedern untereinander durch Ströme solcher Mesenchymzellen verbunden (Fig. 21 *m. St*); die Zellen sind jetzt wohl noch spärlicher als früher und überhaupt ist jetzt das zwischen den Radien liegende Mesenchym sehr locker, aber gerade deswegen sind auch die Bilder noch deutlicher. Diese Mesenchymströme weisen darauf hin, daß jetzt das Appositionswachstum nicht mehr durch Hinzukommen eines neuen skeletogenen Materials an die ganze Fläche der Radien stattfindet, aber auch nicht nur an den Enden desselben; das Wachstum in die Breite scheint jetzt also nur durch Zellvermehrung innerhalb der Anlagen selbst zu geschehen, beim Längenwachstum gehört aber auch noch der Apposition eine größere Rolle; diese findet nicht nur an den Enden des Flossenträgers, sondern an den Enden eines jeden Gliedes statt (Fig. 21). Weder in der Dorsalis, noch in der Analis sind distale Glieder ausgebildet; in der letzteren sind nur mehr oder weniger deutliche Mesenchymanhäufungen an der Stelle derselben zu sehen (Fig. 22 *d*). Spätere Stadien standen nicht zu meiner Verfügung.

Es ist interessant, die Größenverhältnisse der einzelnen Glieder in Betracht zu ziehen. Beim erwachsenen *Lepidosteus* ist, wie bekannt, das proximale Glied unvergleichbar größer als das mediale, und das distale stellt nur ein kleines kugelförmiges Knorpelchen vor. Auf frühen Entwicklungsstufen erscheinen beide Hauptglieder beinahe gleich groß und in den letzten Radien der Rückenflosse ist das mediale Glied vom Anfang an sogar größer als das proximale (Fig. 21); in dem vorderen Teile der Dorsalis sind die Verhältnisse umgekehrt; in den vorderen Radien der Analis sind die proximalen Glieder von Anfang an beträchtlich länger als die medialen (Fig. 22). Die vordere Hälfte der Flosse ist beim erwachsenen Fische am stärksten ausgebildet, und deswegen können wir erwarten, daß wir auch in dieser Region die für die Holostei charakteristischen Merkmale am deutlichsten ausgesprochen auffinden müssen; umgekehrt ist der hintere Teil der Flosse (besonders der schwächeren Dorsalis) viel schwächer ausgebildet und demgemäß wahrscheinlich weniger den Forderungen der Funktion entsprechend verändert. Die verhältnismäßig beträchtliche Größe des medialen Gliedes auf frühen Entwicklungsstufen weist unzweifelhaft auf die größere Bedeutung dieses Abschnittes bei den Vorfahren der Holostei hin; es ist wahrscheinlich, wie das die Verhältnisse in dem hinteren Teile der Dorsalis zeigen, daß dieses Glied bei ihnen das größte war, wie es auch jetzt gewöhnlich bei den Squaliden beobachtet wird (vgl. auch *Acipenser*).

Was die topographischen Beziehungen zwischen Skelet und Muskel betrifft, so müssen wir konstatieren, daß die früheste mesenchymatöse Anlage des Skelettes median im Bereiche der Muskelanlagen zwischen der linken und rechten Reihe der Muskelknospen liegt. Die einzelnen Radien werden ungefähr zwischen zwei hintereinander folgenden Muskelanlagen angelegt (Fig. 23); also erscheinen sie von Anfang an ungefähr in denselben Beziehungen zur Muskulatur wie sie beim erwachsenen Fische beobachtet werden. Jedenfalls müssen wir annehmen, daß die Anlagen der Muskulatur und des Skelettes in irgend einem korrelativen Zusammenhange zueinander stehen, wodurch von Anfang an bestimmte topographische Beziehungen zwischen diesen Anlagen festgestellt werden.

In der Schwanzflosse geht die Ausbildung des Skelettes im wesentlichen ebenso wie bei *Amia* vor sich. Auf einem frühen Stadium, 13 mm lange Larve, ist eine ganze Reihe Anlagen paariger unterer Bögen in der Form von Mesenchymverdichtungen, die zur Seite der Caudalgefäße liegen, vorhanden; an einem gewissen mittleren Punkte der Schwanzflosse gabeln sich diese Gefäße, es bricht die Reihe der paarigen Bogenanlagen hier plötzlich ab und wird durch einige sich unmittelbar anschließende unpaarige mediane Anlagen ersetzt; die vorderste derselben ist ein schon prochondrales Hypuralstück, hinter dem eine kleine mesenchymatöse Masse liegt, welche den Anlagen der folgenden zwei bis drei Elemente entspricht. Auf dem nächsten Stadium (16 mm lang) sind schon zahlreiche knorpelige untere Bögen ausgebildet, die in einen basalen Abschnitt und einen darauf sitzenden distalen gegliedert sind; die letzten drei Bögen sind eben mit ihren Enden paarweise verschmolzen — das sind die ersten Anzeichen einer Ausbildung von Dornfortsätzen, welche auch bei *Lepidosteus* hinten (in einem mittleren Punkte der Schwanzflosse) beginnt und von da aus cranialwärts fortschreitet. Das erste Hypurale ist auf diesem Stadium schon knorpelig; im zweiten ist die Verknorpelung im Beginne getroffen; die Ausbildung der Hypuralia schreitet also wie bei *Amia* cranio-caudalwärts fort. Distal sind die Enden derselben untereinander wie auch mit den vorne liegenden richtigen Dornfortsätzen durch einen Mesenchymstreifen verbunden. Bei einem 21 mm langen *Lepidosteus*, dessen Schwanzskelet auf der Fig. 54 abgebildet ist, sind schon neun untere Dornfortsätze vorhanden; der cranialste derselben ist noch sehr klein. Hypuralknorpel sind in der Zahl drei vorhanden und dahinter noch eine kleine prochondrale Anlage. Die späteste *Lepidosteus*-Larve, die mir zur Verfügung stand, war 26 mm lang; hypochordal waren sechs Hypuralknorpel und cranialwärts davon zahlreiche stark entwickelte Dornfortsätze ausgebildet. Die Neuralbögen sind auf diesem Stadium knorpelig angelegt aber untereinander nirgends zur Bildung eines Dornes vereinigt. Freie, vom Achsenskelet unabhängige Radien der epichordalen Caudalis, wie wir sie bei den Knorpelfischen kennen und deren Rudimente wir auch noch bei *Amia* nachgewiesen haben, lassen sich weder embryonal noch beim erwachsenen Fische nicht einmal in Spuren nachweisen. Diese Teile des primären Skelettes der epichordalen Schwanzflosse sind ohne Rest rückgebildet, was natürlich mit der völligen Reduktion der entsprechenden Hautstrahlen, welche sie stützen könnten, zusammenhängt.

Teleostei.

Die Entwicklung der unpaaren Flossen bei Knochenfischen wurde schon seit sehr langer Zeit beobachtet. K. E. von Baer (35) und Vogt (42) beschreiben schon die primäre zusammenhängende häutige Flosse, die den Embryo von der Mitte des Rückens um den Schwanz herum bis unter den Bauch umgibt und als Grundlage für die Ausbildung der definitiven Flossen erscheint. Unter den späteren Forschern beschreiben den kontinuierlichen Hautsaum Al. Agassiz (77), welcher eingehend die Ausbildung der Form der Flossen bei vielen Teleostiern untersucht hat; dieselbe wird auch von A. Schneider (79) erwähnt. Schließlich verdanken wir Harrison (95) eine sehr eingehende und sorgfältige Untersuchung der Entwicklung der Hautfalte, wie auch weiterer Ausbildungsstadien der unpaaren Flossen. Als Resultat dieser Beobachtungen ist es festgestellt, daß bei allen untersuchten Teleostiern ein kontinuierlicher Hautsaum wie bei den Selachiern und Ganoiden zum Vorschein kommt; durch progressive Entwicklung gewisser Abschnitte desselben und Reduktion der Zwischenstrecken werden die definitiven Flossen ausgebildet. Diese Falte ist im allgemeinen höher als bei den Selachiern ausgebildet (bei den letzteren werden in einigen Fällen, wie z. B. bei lebendig gebärenden *Rochen* [P. Mayer], die Flossen von Anfang an isoliert angelegt, es unterliegt keinem Zweifel, daß dieses schon ein Resultat sekundärer Vereinfachung ist).

Einem Merkmale, welches mit solch einer Beharrlichkeit in der Ontogenese aller Fische wiederholt wird, kann man in keinem Falle die große phylogenetische Bedeutung desselben absprechen.

Eine andre für die Aufklärung der phylogenetischen Beziehungen sehr wichtige Frage ist mit der Ontogenese speziell der Schwanzflosse aufs engste verknüpft; diese Frage beschäftigte sehr den Sinn der Forscher in der Mitte des vorigen Jahrhunderts und ist schon seit lange zur Lösung gebracht. Ich meine die Frage über die Ausbildung des homocercalen Schwanzes der Teleostier aus einem heterocercalen. Aufgestellt wurde diese Frage durch L. Agassiz in seinen berühmten »Recherches sur les Poissons fossiles«, derselbe Verfasser hat auch auf die Asymmetrie des Schwanzes bei Larven der Teleostier aufmerksam gemacht. An dieser Stelle werde ich nur auf entsprechende embryologische Arbeiten hinweisen. K. v. Baer (35) und Vogt (42) beschreiben die embryonal asymmetrische Schwanzflosse bei *Cyprinus* und *Coregonus* und deren allmähliche Umbildung in den symmetrischen Schwanz des ausgewachsenen Fisches. Huxley (59) hat die Entwicklung des Schwanzes beim Stichling und dem Aal beobachtet und bei diesen Formen eine embryonal deutlich ausgesprochene Heterocercie nachgewiesen. Bei einer großen Zahl verschiedener Teleostier wurde die Ausbildung der Form der Schwanzflosse von Al. Agassiz (77) untersucht; zur Zeit des Ausschlüpfens hat der Schwanz eine symmetrische »leptocardiale« Form, welche dann in eine heterocerkale, durch allmähliche Ausbildung des unteren Lappens und gleichzeitiges Umbiegen des Chordaendes nach oben, übergeht; die Flosse wird in zwei Lappen geteilt, einen oberen, der die Chorda enthält, und einen unteren; schließlich führt das progressive Wachstum des unteren Lappens und eine Reduktion des oberen bis zum völligen Schwunde, zur definitiven äußerlich homocerkalen Form der Schwanzflosse der Teleostier. J. Ryder (85) führt einige neue Bezeichnungen für eine Reihe ontogenetischer Stadien, welche ebenso einer Reihe Stadien in der Phylogenese entsprechen sollen: 1. archicerkale Form, ohne unpaarige Flossen, 2. lophocerkale Form mit einer kontinuierlichen unpaaren Flosse ohne Radien, 3. diphycerkale Form, 4. heterocerkale Form, welche dann zu einer äußerlich symmetrischen 5. homocerkalen Form führt; schließlich kommt bei einigen Teleostiern auch eine Symmetrie im inneren Skelet durch Reduktion des Endes der Wirbelsäule zur Ausbildung, was dann zum letzten 6. gephyrocerkalen Stadium überführt.

Die Embryonalentwicklung des Schwanzskelettes wurde bei *Salmo* von Lotz (64) verfolgt. Nach Darstellung dieses Verfassers werden die Flossenstrahlträger am frühesten in der Mitte der Flosse in der Form unpaariger Knorpelstücke in einiger Entfernung von der Chorda angelegt. Die unteren (wie auch die oberen) Bögen werden alle unmittelbar an der Chorda in cranio-caudaler Richtung ausgebildet; zuletzt kommen die Bögen, welche unmittelbar zur Reihe der Flossenstrahlträger anschließen, zum Vorschein (am fünft- und sechstletzten Wirbel). Nach hinten vom fünftletzten Wirbel werden alle Flossenstrahlträger median in einiger Entfernung von der Chorda angelegt; die proximalen Enden derselben teilen sich darnach gabelig zur Umschließung des Hämalkanals; in solcher Weise entstandene Bögen erreichen dann bald die Chorda. Die Dornen des vorletzten Wirbels, welche kein Hämalkanal mehr von der Chorda trennt, bleiben bis zur Chorda ungeteilt und legen sich mit ihren sehr verbreiterten Basen an dieselbe an. Die unteren und oberen Bögen vereinigen sich danach zur Bildung der Dornen. Die unteren Dornen bekommen im Laufe des weiteren Wachstums dasselbe Aussehen wie die weiter folgenden Flossenstrahlträger. Die »falschen Dornen« entstehen selbständig hinter dem letzten oberen Dornfortsatze; unter ihnen an der Chorda zur Seite vom Neuralkanal werden zwei bis drei paarige Knorpelstücke (Deckstücke) angelegt.

Was die Deutung der einzelnen Teile des Skelettes betrifft, so ist Lotz in seinen Schlußfolgerungen sehr vorsichtig, er meint aber, daß die unteren Flossenstrahlträger richtige Dornfortsätze vorstellen; die oberen falschen Dornen stellen entweder echte Dornen, die den rudimentären oberen Bögen (den Deckstücken) entsprechen, oder freie Flossenstrahlträger vor.

Salmo fario.

Bei einem 12 mm langen Embryo ist in der Analis an der Basis ein schmaler aber sehr scharf begrenzter Streifen von sehr dichtem Blastem mit darin liegenden fünf ungefähr kugelförmigen Centren vorhanden; die letzteren treten durch besondere Dichtigkeit des Gewebes und die Anordnung der Kerne hervor. Proximal kann man zwischen den Anlagen die Anordnung der Zellen in Querreihen erkennen. Vom Achsenskelet ist die gesamte Anlage durch einen breiten Streifen von sehr lockerem Mesenchym getrennt. Die Muskelanlagen haben auf diesem Stadium noch das Aussehen deutlicher tropfenförmiger Muskelknospen, die mit den Myotomen verbunden sind. Die Lage der Innenradienanlagen entspricht ungefähr je einem Zwischenraume zwischen zwei nacheinanderfolgenden Knospen. Muskelknospen sind auf diesem Stadium in der Zahl elf bis zwölf vorhanden, je eine Knospe pro Myotom (die vordersten und die letzten sind noch sehr klein). In der Rückenflosse ist die Entwicklung schon etwas weiter fortgeschritten; außer den großen Knospen im Bereiche der definitiven Flosse zieht noch eine Reihe kleiner Muskelknospen weit nach hinten. In dieser Flosse sind auch die Radienanlagen etwas größer in der Länge als in der Breite; die Zellen zwischen den Anlagen liegen hier nicht mehr so dicht nebeneinander, weshalb die Anordnung der spindelförmigen Mesenchymzellen in regelmäßigen Reihen deutlicher vor Augen tritt. Der folgende Embryo hat ebenfalls 12 mm in der Länge, stellt aber ein merkbar späteres Entwicklungsstadium vor. Die Umrisse der mittleren Muskelknospen sind jetzt schon weniger deutlich; die Radienanlagen sind vorknorpelig und haben etwas an Länge zugenommen, sie erscheinen jetzt als eine Reihe kleiner und sehr kurzer Stäbchen; distal sind diese Anlagen durch einen dichten Mesenchymstreifen untereinander verbunden; zwischen den Radien ist das Mesenchym lockerer und hier kann man wieder die charakteristische Anordnung der Zellen sehen, welche auf das Appositionswachstum der Anlagen auf Kosten des zwischenliegenden Mesenchyms hinweist. Bei einem 13,5 mm langen *Salmo* sind die Verhältnisse ungefähr dieselben. Auf einem folgenden Stadium, 15 mm lang, sind die Radien immer noch prochondral und noch etwas in die Länge gewachsen; distal sind die Anlagen durch einen Streifen von dickerem Mesenchym verbunden (Fig. 24 *d. St*), zwischen den proximalen Enden der Radien kann man noch die charakteristische Zellenanordnung sehen, die hier auf ein fortschreitendes axipetales Wachstum hinweist (Fig. 24 *pr. St*). Bei einer 17 mm langen Larve sind die Skeletradien knorpelig; sie sind stark in die Länge gewachsen und haben eine stärker geneigte Lage bekommen; infolgedessen sind sie merkbar zusammengeschoben und das Gewebe dazwischen erscheint jetzt wieder dichter; letzteres steht möglicherweise auch mit der Ausbildung des medianen fibrösen Septums, welches die Innenradien untereinander verbindet, im Zusammenhange. Distal liegen den Radien kleine Prochondralhütchen auf, welche die Anlagen der Endglieder vorstellen. Zwischen den proximalen Enden kann man noch einige spindelförmige Zellen ausgespannt sehen. Auf dem folgenden Stadium (19 mm lang) befinden sich schon die Endglieder im Beginn der Verknorpelung; die einzelnen Radien sind untereinander vermittelst eines fibrösen Septums verbunden. Bei einer noch späteren Larve ist schon ein gut ausgebildetes kugelförmiges distales Knorpelglied vorhanden.

In der Schwanzflosse eines 12 mm langen Embryo von *Salmo fario* ist eine Reihe eben angelegter prochondraler unterer Bögen vorhanden. Das hintere Bogenpaar ist schon knorpelig und geht kontinuierlich in einen unpaarigen noch vorknorpeligen Dornfortsatz über, welcher folglich später als die entsprechenden unteren Bögen ausgebildet wird; hinter diesem Bogenpaare liegen zwei kleine ebenfalls knorpelige Hypuralstücke und danach noch eine prochondrale Anlage medial unmittelbar an der Chorda. Auf einem 13,5 mm langen Stadium ist eine Reihe Neuralbogenanlagen vorhanden und ventral direkt an der Chorda noch eine kleine prochondrale Anlage; das vorletzte Paar unterer Bögen ist jetzt vermittelst einer deutlichen Mesenchymverdichtung untereinander vereinigt, dieses ist die erste Anlage des entsprechenden Dornfortsatzes. Auf der Fig. 57 ist eine Rekonstruktion dieses Stadiums wiedergegeben; die Grenze zwischen dem letzten Bogenpaare und dem ersten Hypuralknorpel ist auf allen Stadien ganz deutlich bezeichnet: beide Skeletteile weichen etwas auseinander (Fig. 57 *sp*, *hyp*), dieses wird dadurch erklärt, daß auf späteren Stadien distal zwischen denselben noch ein Knorpelstück, offenbar ein Rudiment eines Dorns, welches mit dem ersten Hypuralknorpel verschmilzt, angelegt wird (Fig. 58). An dieser Stelle teilen sich die Caudalgefäße gabelig und ziehen dann den Basen der Hypuralia entlang nach hinten. Bei einer 15 mm langen Larve sind die Enden des vorletzten Bogenpaares untereinander vereinigt und zu einem kleinen prochondralen unteren Dornfortsatz ausgewachsen, welcher distal noch in einen Mesenchymstreifen allmählich übergeht; vor dem ersten Hypuralstück, an seinem distalen Ende, liegt eine dreieckige prochondrale Masse, welche die Anlage des erwähnten rudimentären Dornfortsatzes vorstellt; ebenso wie auch auf dem vorhergehenden Stadium sind vier unmittelbar der Chorda ansitzende Hypuralanlagen vorhanden. Auf dem folgenden 16 mm langen, aber beträchtlich höher entwickelten Stadium ist die Reihe der unteren Bögen verknorpelt und die Vereinigung derselben mit ihren distalen Enden ist jetzt im vollen Gange; dieser Vorgang schreitet deutlich in caudo-cranialer Richtung fort; acht Bogenpaare haben in dieser Weise den Hämalkanal umschlossen; die letzten zwei Bogenpaare gehen kontinuierlich in lange knorpelige Dornfortsätze über (Fig. 58 sp, sp_1), das drittletzte Paar wird distal nur noch durch einen kleinen Mesenchymstreifen fortgesetzt; die übrigen unteren Bögen sind mit ihren Enden zwar schon vereinigt, sie sind aber noch nicht in deutliche Dornfortsätze ausgewachsen. Hypuralstücke sind jetzt in der Zahl fünf vorhanden, das caudalste derselben ist noch vorknorpelig; das vorderste ist distal eng mit der prochondralen Masse verbunden, in welcher jetzt die ersten Andeutungen einer Verknorpelung nachzuweisen sind (Fig. 58 x). Dorsal ist eine Reihe Neuralbögen zu sehen, es ist aber noch keine Vereinigung derselben eingetreten.

Es ist deutlich zu sehen, daß alle ventralen Skeletteile unmittelbar an der Chorda angelegt werden, dabei erscheinen die unpaarigen Knorpelstücke von Anfang an median und es wachsen von ihnen gar keine paarigen Teile aus, sie bleiben zeitlebens als unpaarige Hypuralia erhalten; die paarigen Bögen werden früher als die entsprechenden Dornfortsätze angelegt, die letzteren werden allmählich im engsten Anschlusse an die Bögen und in der Richtung von diesen aus gebildet. Auf der Fig. 25 ist es wieder deutlich zu sehen, daß mit dem ersten Hypuralknorpel noch ein unpaariges vor ihm liegendes Element zusammengeschmolzen ist. Dorsal sind die Neuralbögen durch junges Knorpelgewebe, welches die Anlage des oberen Dornfortsatzes repräsentiert, verbunden; hinten schließen an diese Reihe noch zwei unpaarige selbständige Anlagen der »falschen Dornen« unmittelbar an ($a.D$, $a.D_1$); die vorderste derselben besteht aus jungem Knorpel, die caudalste ist prochondral; unmittelbar an der Chorda zur Seite von dem Medullarrohre liegen zwei paarige Anlagen: ein kleines prochondrales Element unter dem zweiten unpaarigen Knorpel und dahinter noch ein ziemlich langer Knorpelstreifen (Fig. 59 OB_1); die Lage dieser paarigen Knorpelstücke spricht zugunsten der Annahme, daß wir es hier mit Homologa reduzierter und verschiedenartig umgebildeter Neuralbögen zu tun haben. Auf einem 19 mm langen Stadium sind die Verhältnisse im allgemeinen dieselben, nur sind die Skeletstücke etwas gewachsen;

die Anlagen der zwei »falschen Dornen« sind größer geworden und sind den vorhergehenden echten Dornen sehr ähnlich. Das Skelet eines ziemlich späten *Salmo* ist auf der Fig. 60 abgebildet; ventral sehen wir im Bereiche der Flosse eine Reihe gut ausgebildeter Hypuralknorpel, dessen vorderster ein doppeltes Element ist und drei lange Dornfortsätze; die weiter cranialwärts folgenden Dornen (drei auf der Zeichnung zu sehen) sind beträchtlich kürzer; es sind auch zwei selbständige Knorpelchen zu sehen, die wahrscheinlich als sekundäre Abgliederungsprodukte zur Vergrößerung der Fläche dienen. Dorsal sind hinter der Reihe gut ausgebildeter Neuraldornen zwei unpaarige Knorpelstäbe zu sehen, die der Lage und Gestalt nach den echten Dornfortsätzen auffallend ähnlich sind, und den zwei Anlagen der früheren Stadien entsprechen (Fig. 60 *a.D*). Unter dem ersten und zweiten »falschen Dornen« liegt ein längliches paariges Knorpelstück (Fig. 60 *OB*), welches wahrscheinlich ein Verschmelzungsprodukt der Rudimente der entsprechenden Bögen vorstellt; weiter caudalwärts liegen noch zwei solche Knorpelstücke (Fig. 60 OB_1, OB_2) zur Seite vom Medullarrohre und direkt an der Chorda. Es sind die Beziehungen des letzten Dornfortsatzes (*D*) zum entsprechenden Neuralbogenpaare interessant; der auf der Abbildung bezeichnete kontinuierliche Zusammenhang besteht nämlich nur an der einen Seite, auf der andern ist zwar ein Neuralbogen in der Form eines kleinen Knorpelstückes vorhanden, er ist aber vom Dornfortsatze völlig getrennt. Bei einigen Larven aus diesem, oder etwas späterem Stadium, habe ich noch in einem Falle so einen einseitigen Zusammenhang gesehen, in den übrigen bestand er weder von der einen, noch von der andern Seite; in einem Falle teilte sich der Dornfortsatz am proximalen Ende gabelig den Neuralbögen ähnlich, die Zweige dieser Gabel erreichten aber nicht die Chorda. Da die Zahl der von mir untersuchten Exemplare nicht besonders hoch ist, so kann ich nicht ganz sicher sagen, daß embryonal an dieser Stelle immer ein Paar Neuralbögen angelegt werden, aus welchen dann ein Dornfortsatz auswächst, wonach das entsprechende Bogenpaar reduziert wird. Es ist unzweifelhaft, daß die Beziehungen hier starken Variationen auf wahrscheinlich allen Entwicklungsstufen unterliegen, und doch ist es zu auffällig, daß bei allen jungen Larven (bis 19 mm lang), welche von mir untersucht wurden, gut entwickelte Neuralbögen vorhanden waren, indem bei den späteren, entweder ein unvollständiger Zusammenhang war, oder der Dornfortsatz war ganz unabhängig, ganz genau wie die darnachfolgenden zwei »falschen Dornen«, um dieses durch zufällige Variationen erklären zu können. Jedenfalls ist es klar, daß wir vor uns einen echten Dornfortsatz haben, dessen Zusammenhang mit dem entsprechenden Bogenpaare nicht konstant ist, daß heißt, welcher in Loslösung vom letzteren begriffen ist. Wenn aber sozusagen vor unsern Augen eine Abgliederung des Dornfortsatzes und Erwerbung seiner Selbständigkeit stattfindet, so kann man wohl kaum zweifeln, daß auch die dahinterliegenden, ihm ganz identischen Elemente, nichts andres wie ebensolche echte, von den entsprechenden Bögen losgelöste Neuraldornen vorstellen; der Abgliederungsprozeß hat hier nur phylogenetisch etwas früher stattgefunden; wahrscheinlich schritt er von hinten nach vorne fort; die entsprechenden Neuralbögen sind noch als Rudimente zur Seite vom Medullarrohr erhalten.

Es ist interessant das Skelet der Schwanzflosse von *Salmo fario* mit demjenigen des *Amiurus nebulosus*, von welch letzteren ich die Embryonalentwicklung ebenfalls untersucht habe, zu vergleichen. Auf der Fig. 55 ist ein ziemlich spätes Stadium rekonstruiert. Ventral ist die Ähnlichkeit mit *Salmo* auffallend; der erste Hypuralknorpel wird auch hier mit einem cranialwärts liegendem Dornfortsatze verschmolzen (embryonal werden sie unabhängig angelegt), aber mit dem Unterschiede, daß der letztere proximal nicht reduziert ist wie bei *Salmo*, sondern noch mit dem entsprechenden Paare unterer Bögen verbunden ist (*hyp*). In diesem Punkt ist also *Amiurus* primitiver. Dorsal ist hinter der Reihe typischer Neuralbogen mit ihren Dornen ein deutliches Bogenpaar (*OB*) und noch weiter ein offenbar von diesem Paare abgegliederter und etwas nach hinten verschobener Dornfortsatz zu sehen (*a.D*). Weiter sind embryonal keine andern Skeletteile nachweisbar, wahrscheinlich ist die Reduktion hier weiter fortgeschritten als bei *Salmo*.

Es zeigen also meine Beobachtungen, daß die Darstellung von Lotz für die Anlage der unteren Dornen im mittleren Teile der Flosse nicht richtig ist: kein Knorpelstück wird hier in Entfernung von der Chorda angelegt und nirgends wachsen aus den unpaarigen medianen Anlagen paarige Bögen aus, sondern immer umgekehrt.

Wenn wir die Resultate der Beobachtungen an Teleostiern kurz resumieren wollen, so müssen wir sagen, daß sie die früheren Angaben über die unabhängige Anlage des Skelettes der unpaaren Flossen (Analis. Dorsales) und die Homologie der einzelnen Teile derselben mit denen der Ganoiden, bestätigen. Was im speziellen den Aufbau des Skelettes der Schwanzflosse anbelangt, so erscheint er sehr eng an denjenigen des *Lepidosteus* angeknüpft, da er ausschließlich aus vom Achsenskelet stammenden Teilen, eben Dornfortsätzen aufgebaut ist, ohne irgendwelche Rudimente selbständiger Radien des primären Skelettes, wie wir sie bei *Amia* nachgewiesen haben. Das primäre unabhängige Skelet der Schwanzflosse ist spurlos verschwunden und durch Dornfortsätze ersetzt.

II. Die Entwicklung der Muskulatur der unpaaren Flossen.

Selachier.

Bevor ich zur Beschreibung eigner Beobachtungen übergehe, will ich in einigen Worten die hauptsächlichsten Resultate der früheren Untersuchungen über die Muskulaturentwicklung bei Selachiern in Erinnerung bringen. A. Dohrn hat gezeigt (84), daß die Muskulatur der unpaaren Flossen ontogenetisch von den Myotomen stammt und in der Form sogenannter Muskelknospen angelegt wird; das Schicksal dieser Knospen wurde von diesem Forscher in der Rückenflosse verfolgt; an der Basis der Analflosse hat A. Dohrn ebenfalls ähnliche Knospen gesehen, die Umbildung derselben in die Musculi radiales konnte er aber nicht nachweisen. P. Mayer (86) verdanken wir eine eingehendere Beschreibung; ein jedes Myotom produziert im Bereiche der ersten Dorsalis (*Pristiurus*) eine Muskelknospe, die darnach in zwei geteilt wird; in der zweiten Dorsalis wachsen aus einem jeden Myotom (nach P. Mayer doppeltem) zwei Muskelknospen, die sich später noch in je zwei sekundäre Knospen teilen; in dieser Weise erhalten wir vier Knospen pro Metamer (*Scyllium, Pristiurus*); zwischen den beiden Dorsales und hinter der zweiten Dorsalis bei *Pristiurus* ist eine Reihe Abortivknospen vorhanden, welche auf das Vorhandensein einer primären kontinuierlichen Flosse hinweist. Was die Afterflosse anbelangt, so konnte P. Mayer hier keine Muskelknospen auffinden (die von A. Dohrn beschriebenen gehören zur Bauchflosse); er meint, daß die Muskulatur hier auf späteren Stadien auf Kosten indifferenter Zellen der ventralen Myotomenden gebildet wird. Im ventralen Teile der Schwanzflosse wird die Muskulatur später als das Skelet ausgebildet; die Myotome treten hier ventral zueinander und bilden zahlreiche Muskelbündel aus, die an die Enden der Knorpelradien befestigt werden; der dorsale Teil der Flosse besitzt keine eigene Muskulatur. Die schöne Arbeit von H. Braus (04) betrifft unter andern auch die Frage über die Beziehungen zwischen Muskulatur und Skelet, sie bezieht sich aber auf eine Form mit sehr verändertem Baue der unpaaren Flossen (*Spinax niger*). Schließlich wurde von E. Goodrich (06) dasselbe Objekt, welches auch P. Mayer zur Verfügung hatte, eingehend untersucht; die Entwicklung der Muskelknospen ist bei einer sehr vollen Stadienreihe verfolgt. Nach GOODRICH produziert ein jedes Myotom immer nur eine Muskelknospe; auf späteren Stadien werden sie stark in der Richtung zu den Flossenbasen hin verschoben; eine jede gut ausgebildete (die zwölf mittleren in der ersten Dorsalis) Muskelknospe wird in einen Musculus radialis umgebildet und einem jeden gut ausgebildeten Musculus radialis (die zwölf mittleren) entspricht ein Skeletradius.

Trotz dieser zahlreichen Untersuchungen bleiben doch noch einige Punkte nicht klar genug, es betrifft dieses die Entwicklung der Muskulatur in der Analis und in der hypochordalen Caudalis. Einige Angaben hierüber sind zwar bei GOODRICH vorhanden, er bemerkt (S. 267), daß die Schwanzmuskulatur »are developed from cells which come off from the proliferating lower edge of the myotomes. The same thing occurs in the anal fin«; dieses ist aber auch alles, weder Zeichnungen noch eingehendere Beschreibung bekräftigen diese Sätze. Wie wir weiter sehen werden, stimmen meine Beobachtungen dieser Schilderung im allgemeinen zu.

Ich beginne die Beschreibung mit einigen, leider nur frühen, Entwicklungsstadien des *Pristiurus melanostomus*. Bei einem jungen Embryo sehe ich im Bereiche der Anlagen der ersten und zweiten Dorsalis, ebenso wie auch in der ganzen Zwischenstrecke, eine kontinuierliche Reihe noch ganz kleiner Muskelknospen die je eine am dorsalen Ende eines jeden Myotoms sitzen. Ich gebe keine besondere Abbildung für dieses Stadium, wie ich solche auch für die Dorsales der folgenden Stadien nicht gezeichnet habe, weil ich nichts neues, im Vergleiche mit den Angaben GOODRICHS für *Scyllium*, hinzufügen kann; ich teile diesem nur einige Zeilen zu, weil entsprechende Beobachtungen gemacht wurden, und sie eben die Schilderung GOODRICHS bestätigen. In der Analis sind in diesem frühesten Stadium noch keine Muskelanlagen vorhanden. Auf dem folgenden merkbar späteren Stadium konvergieren die Knospen stark zu den Flossenanlagen; in der hinteren Dorsalis sind deren zehn deutlich zu sehen, und außerdem noch kleine nicht deutlich abgegrenzte Zellhäufchen davor und hinter ihnen; in der vorderen Dorsalis sind ebenfalls ungefähr zehn Muskelknospen vorhanden; auf diesem Stadium ist auch die Skeletanlage zum Vorschein gekommen als eine ziemlich deutlich begrenzte Mesenchymverdichtung, welche genau im Bereiche der Muskelanlagen, median zwischen den letzteren liegt. In der Analis sind auf diesem Stadium Muskelanlagen in der Form zahlreicher, sehr kleiner Zellgruppen an der Basis der Flosse, unmittelbar unter dem Ectoderm zu sehen; bei einer Boraxcarminfärbung treten sie sehr deutlich als intensiv gefärbte Flecke verschiedenster Form — kleine Kügelchen, Tröpfchen oft verschiedenartig verzweigt — hervor (Fig. 26). Die Spinalnerven der entsprechenden Region werden untereinander vermittelst Anastomosen verbunden, verzweigen sich und kommen nahe zu diesen Anlagen hinan. Auf diesem Stadium ist auch in der Analis eine Skeletanlage als Mesenchymverdichtung median an der Basis der Flosse vorhanden. Schließlich auf dem letzten zu meiner Verfügung stehenden Stadium (*Pristiurus*, 22 mm lang), kann man in der Afterflosse sehen, daß die Zellgruppen jetzt in der Form ziemlich langer Muskelknospen in die Flossenfalte eingewachsen sind. Die Gestalt und das weitere Schicksal dieser Knospen beschreibe ich weiter für *Mustelus*, wo ich sie stufenweise verfolgt habe. Im Bereiche der hypochordalen Caudalis ist jetzt unmittelbar unter den ventralen Enden der Myotome ein deutlich begrenzter Streifen mesenchymatöser Zellen nachweisbar, der aus dem umgebenden lockeren Mesenchym, teilweise durch etwas beträchtlichere Größe der Zellen, teilweise durch etwas intensivere Färbung derselben hervorgehoben wird; diese Zellen sind, ihrer Lage nach zu urteilen, von den Enden der Myotome aus proliferiert; die Spinalnerven verzweigen sich und kommen zu diesen Streifen dicht hinan (Fig. 32 *M.st*). Wie die weitere Entwicklung, wie sie von mir bei *Mustelus* verfolgt ist, zeigt, wird aus diesem Zellenstreifen die Muskulatur der hypochordalen Caudalis ausgebildet. Bei *Pristiurus* konnte ich weder die Entstehung desselben noch das weitere Schicksal dieser Anlage infolge der Abwesenheit entsprechender Stadien verfolgen.

Bei einem Embryo von *Scyllium canicula*, 15 mm lang, sind im Bereiche der beiden Dorsales Muskelknospen vorhanden, welche schon stark zur Flossenbasis konvergieren, aber den Zusammenhang mit den Myotomen noch nicht verloren haben. Die ganze Flossenfalte ist durch eine gleichmäßige Mesenchymmasse erfüllt, die Skeletanlage ist noch nicht lokalisiert. Im Bereiche der Analis unmittelbar unter (richtiger median) den ventralen Myotomenden sind kleine Anhäufungen von Mesenchymzellen nachweisbar, zu welchen Zweige entsprechender Spinalnerven herankommen. Auf dem folgenden 19 mm langen Stadium finde ich in derselben Region median von den ventralen Myotomenden einen unmittelbar diesen anliegenden nicht besonders dichten, jetzt kontinuierlichen Streifen von myogenen Mesenchymzellen. Bei einem 22 mm langen Embryo sind die Muskelknospen in den Rückenflossen größer geworden, sie liegen innerhalb der Flossenanlagen; die Verbindung mit den Myotomen konnte ich nicht mehr verfolgen, es ist aber möglich, daß sie noch besteht. Im Bereiche der Analis haben die myogenen

Mesenchymzellen sich in zahlreiche kleine, ziemlich regelmäßige Klümpchen unter der Haut an der Flossenbasis vereinigt. Die Skeletanlage hat auf diesem Stadium schon das Aussehen einer deutlich begrenzten Mesenchymmasse an der Basis der Flosse. Auf dem folgenden 26 mm langen Stadium sind die Knospen in der Dorsalis noch beträchtlich größer, sie behalten aber noch den epithelialen Charakter ihrer Wände. Die Zellen der Muskelanlagen in der Analis liegen an der Flossenbasis unmittelbar unter der Haut in der Form von Klümpchen mit ziemlich regelmäßiger Zellenanordnung, welche etwas an Muskelknospen erinnern. Das nächstfolgende zu meiner Verfügung stehende Stadium stellt einen Embryo von schon 41 mm Körperlänge dar; in allen Flossen sind schon deutlich differenzierte Muskelbündel vorhanden; in der zweiten Dorsalis finde ich 16 Musculi radiales und elf, auf diesem Stadium schon knorpelige, Innenradien, dabei entsprechen den mittleren neun Radien genau je ein Paar primärer Muskelbündel; in der Analis ist die Zahl der Muskelbündel etwas höher als die Radienzahl, sie sind verschiedener Größe, einige sind offenbar durch Vereinigung zweier oder sogar mehrerer Bündel entstanden; in der gegenseitigen Lage von Muskelbündeln und Innenradien sind keine Spuren einer Concordanz nachweisbar. Die Entwicklung der Muskulatur bei *Scyllium* illustriere ich durch Abbildungen nicht, weil die Bilder bei *Mustelus* demonstrativer sind und weil ich eine beinahe lückenfreie Reihe von Entwicklungsstadien dieses letzten Haies besitze (es fehlen nur die frühesten Stadien).

Mustelus laevis.

Bei einem 23 mm langen Embryo finde ich in der zweiten Dorsalis 21 Knospen; die Falte ist durch eine gleichmäßige Mesenchymmasse gefüllt, in welcher ich bei *Mustelus* keine besondere Verdichtungen, die auf eine Lokalisation der Skeletanlage hinweisen könnten, gesehen habe. Im Bereiche der Analis ist das Bild sehr charakteristisch — median von den ventralen Myotomenden, unmittelbar ihnen anliegend sind Zellgruppen zu sehen, die in sehr unregelmäßige Massen verschiedenster Größe und Gestalt vereinigt sind; die entsprechenden Spinalnerven sind durch Anastomosen verbunden und verzweigen sich reichlich bevor sie zu diesen Zellklümpchen kommen; dieses Stadium ist auf der Fig. 27 nach einer Rekonstruktion abgebildet. Wenn wir den Entstehungsort dieser Anlagen in Betracht ziehen, so kann man, denke ich, ganz bestimmt sagen, daß die sie zusammenstellenden Zellen aus den Myotomen ihren Ursprung nehmen; die Zellen erscheinen zuerst als ein gleichmäßiger Mesenchymstreifen (*Scyllium*), und vereinigen sich dann in Klümpchen verschiedener Größe, die am Anfang doch die Ursprungslage unmittelbar an den Enden der Myotome bewahren (wie bei *Mustelus*, 23 mm) und später in der Richtung zur Flossenbasis hin überwandern; wir haben diese Anlagen schon unmittelbar unter der Haut als kleine Klümpchen bei *Pristiurus* und *Scyllium* kennen gelernt; dasselbe findet auch bei *Mustelus* Platz: auf einem 26 mm langen Stadium sind die Zellgruppen im Bereiche der Analis schon zum Integument näher gerückt, dabei bekommen sie das Aussehen deutlicher begrenzter kleiner Klümpchen, gleichmäßigerer Größe und Anordnung; ein sehr typischer paramedianer Schnitt durch die Flossenbasis ist auf der Fig. 28 abgebildet (*M.kl*); man trifft auch einige Klümpchen, deren Zellen eine regelmäßige epithelartige Anordnung bekommen haben, so daß diese Gebilde eine den Muskelknospen sehr ähnliche Gestalt bekommen; auf der Fig. 29 sind zwei solche Knospen zu sehen (*M.kn*). Bei einem 25 mm langen *Mustelus*-Embryo, welcher aber offenbar auf einer etwas späteren Entwicklungsstufe sich befindet als das vorhergehende, ist schon eine ganze Reihe regelmäßig angeordneter Muskelknospen ausgebildet. Die Wände dieser Knospen haben einen epithelialen Charakter; ein deutliches Lumen ist in ihnen nicht vorhanden, wenn die Zellen auch an den Enden der Knospen radial angeordnet einen helleren mittleren Punkt umkreisen. Auf der Fig. 30 ist ein Schnitt durch die Analis eines 28 mm langen Embryo von *Mustelus* abgebildet. Es sind diese sekundären Muskelknospen (*M.kn*) ihrer Gestalt nach den primären Muskelknospen in den Dorsales sehr ähnlich; die Form ist beinahe ebenso regelmäßig (etwas wellenartigem Umrisse begegnet man auch in den Dorsales), es sind dazwischen aber einige etwas größere wie auch etwas kleinere vorhanden; zuweilen trifft man sogar eine gabelige Teilung solcher Knospen, aber auch dieses habe ich in der Rückenflosse beobachtet; von den Knospen in den Dorsales unterscheiden sie sich eigentlich nur durch größere Anzahl — auf diesem Stadium sind deren über 30 vorhanden — und verhältnismäßig etwas kleineren Umfang. Proximal gehen die Stiele dieser Muskelknospen in unregelmäßige Zellhäufchen über, die oft untereinander in eine lockere Masse vereinigt sind; es kommen zahlreich verzweigte Spinalnerven heran (Fig. 30 *N*). Bei einem 30 mm langen Embryo haben die Wände der Muskelknospen distal noch einen deutlich epithelialen Charakter behalten, während sie aber proximal schon aus langen Muskelzellen bestehen, und folglich schon echte Musculi radiales vorstellen. Auf der Fig. 31 ist dieses Stadium abgebildet; Anastomosen zwischen den Knospen trifft man nicht selten, an der Basis derselben sind sie sehr zahlreich und unregelmäßig; so eine starke distale Anastomose aber, wie sie auf der Zeichnung abgebildet ist, trifft man nur als Ausnahme. Auf dem folgenden Stadium, ebenfalls 30 mm Körperlänge, aber viel weiter entwickelt, sind in der Afterflosse ebenso wie in den Rückenflossen schon echte Muskelbündel ausgebildet; in der zweiten Dorsalis finde ich über 30 solcher Musculi radiales, in der Analis über 40; da diese letzte Zahl nur ein wenig höher ist als auf dem vorhergehenden Stadium, was durch neu hinzugekommene Knospen an den Rändern der Flosse erklärt wird, und wir die Umbildung der Muskelknospen in Muskelbündel ja auch unmittelbar beobachtet haben (Fig. 31), so können wir bestimmt sagen, daß eine jede Muskelknospe direkt in einen Musculus radialis umgebildet wird; ich habe aber schon auf die verschiedene Größe der Muskelknospe aufmerksam gemacht, außerdem sind auch öfters Anastomosen vorhanden; die Möglichkeit verschiedener Verschmelzungen, oder auch sekundärer Teilungen der Knospen, wie auch der aus ihnen entstandenen Musculi radiales scheint nicht ausgeschlossen zu sein. Bei einem 34 mm langen Embryo sehe ich in der zweiten Dorsalis etwa 33 Musculi radiales und etwa 21 Innenradien, die meisten derselben sind knorpelig, vorne und hinten ist aber ihre Ausbildung noch nicht beendet; im allgemeinen stimmen die Radien mit den Muskeln der Lage nach zusammen. In der Analis sind mehr als 40 Musculi radiales vorhanden, diese Muskeln sind nicht gleich groß und sind wahrscheinlich nicht gleichwertig; Skeletradien sind schon ausgebildet, man kann etwa elf nachweisen; die mittleren sind knorpelig, an den Rändern ist die Entwicklung weiterer Radien noch nicht beendet. Schließlich bei einem 70 mm langen *Mustelus* finde ich in der Analis 17 ganz ausgebildete Knorpelradien, die Zahl der Musculi radiales ist aber wie auch früher sehr hoch; es besteht gar keine Concordanz weder in der Zahl noch in der Lage zwischen Muskel und Skeletsegmenten.

Wir können die Resultate dieser Beobachtungen im folgenden kurz zusammenfassen. Die Muskelknospen, welche wir in der Afterflosse nachgewiesen haben, sind nicht direkt mit den Muskelknospen der übrigen Flossen vergleichbar, im Gegensatz zu diesen können wir sie als sekundäre bezeichnen. Die erste Anlage der Muskulatur der Analis erscheint als ein Mesenchymstreifen, dessen Zellen aus den Myotomenden proliferiert wurden; diese Zellen werden in unregelmäßigen Anhäufungen vereinigt, werden der Flossenbasis genähert, wo sie unmittelbar unter dem Integument als solide Klümpchen mit deutlich begrenztem Umriß sich anordnen, und schließlich wachsen sie als deutliche Muskelknospen in die Flosse hinein; diese soliden Knospen werden dann unmittelbar in die Musculi radiales der Afterflosse umgebildet; die letzteren stehen in keinen regelmäßigen topographischen Beziehungen zu den Skeletradien, sie stimmen mit ihnen auch in der Zahl nicht. Wie solch ein Unterschied zwischen den After- und den Rückenflossen zu erklären ist, können wir nicht bestimmt sagen, es findet hier irgend eine Umgliederung statt. Es scheint mir aber eins unzweifelhaft: das Stadium der Muskelknospen weist auf eine früher in kontinuierlichem epithelialem Zusammenhange mit den Myotomenden vorhanden gewesene Anlage hin, wie wir das in den Rückenflossen sehen; die früheste Anlage hat jetzt ihren Charakter verändert, auf späteren Stadien aber wird die Form einer epithelialen Muskelknospe doch rekapituliert, wenn sie auch jetzt ihr raison d'être verloren hat. In diesem Falle können wir eine wichtige Schlußfolgerung ziehen: die Muskulatur der Afterflosse der Selachier ist derselben in den Rückenflossen allgemein homolog und folglich auch der Muskulatur der Analis der übrigen Fische homolog (bei welchen die allgemeine Homologie der Muskulatur der Analis und Dorsales unzweifelhaft ist).

Schwanzflosse.

Was die Muskulatur der Schwanzflosse betrifft, so ist in der epichordalen Abteilung derselben wie bekannt überhaupt keine eigene Muskulatur vorhanden; in der hypochordalen Schwanzflosse wird solche nach P. Mayer (86) später als das entsprechende Skelet angelegt, in Form mehrerer den Myotomen zugehörigen Muskelbündel, die direkt an den Knorpel sich anheften; meine Beobachtungen stimmen nicht ganz mit diesen Angaben zusammen. Bei einem *Mustelus*-Embryo, 23 mm lang, ist im Bereiche der Schwanzflosse zwischen den ventralen Myotomenden und dem Ectoderm gleichmäßig ein nicht besonders dichtes Mesenchym verteilt; ich kann in diesem keine besonderen örtlichen Verdichtungen nachweisen; die Spinalnerven ziehen schräg nach hinten und verzweigen sich ziemlich stark. Bei einem 26 mm langen Embryo liegt unter den ventralen Myotomenden, unmittelbar diesen median anliegend, ein Streifen nicht besonders dicht angeordneter Mesenchymzellen, welche wahrscheinlich (ihrer Lage nach zu urteilen) von den Myotomen proliferiert wurden; zu diesem Streifen kommen Spinalnervenäste nahe heran. Auf dem folgenden Entwicklungsstadium, 28 mm Körperlänge, ist der Mesenchymstreifen sehr deutlich unmittelbar unter den ventralen Myotomenden zu sehen; Spinalnerven teilen sich in diesem Streifen in viele Zweige und geben offenbar sensible Stämme in die Flossenfalte ab. Auf der Fig. 33 ist eine Kombination aus drei Sagittalschnitten durch die Schwanzflosse dieses letzten Stadiums abgebildet; vorne sind noch die Enden zweier Myotome auf einem Schnitte getroffen, hinten ist der Mesenchymstreifen mit den entsprechenden Nerven zu sehen; distal sieht man die sensiblen Zweige in die Flosse ziehen; der zweite weiter distal liegende Streifen stellt die tangential an der Flossenbasis angeschnittene Cutis vor. Auf einem 30 mm langen Stadium ist der die Anlage der Muskulatur vorstellende Mesenchymstreifen proximal deutlich begrenzt, distal aber jetzt in eine kontinuierliche Masse mit dem Mesoderm der Basis der Flossenfalte (hauptsächlich Cutis) vereinigt. Irgendwelche Zellgruppen und örtliche Verdichtungen, ähnlich den Anlagen in der Afterflosse, sind nicht nachweisbar: der Streifen erscheint ganz gleichmäßig; man kann in ihm aber schon die ersten Andeutungen einer weiteren Differenzierung bemerken; die Zellen ziehen sich in die Länge aus und bekommen in dem vorderen Teile der Flosse schon den Charakter von Muskelzellen. Bei einem 31 mm langen Embryo sind die Verhältnisse im allgemeinen dieselben; die Muskelbildung setzt sich fort. Auf einem folgenden Stadium, 34 mm lang, sind schon ganz deutliche einzelne Muskelbündel verschiedener Größe, die histologisch verschieden hoch ausgebildet sind, vorhanden; im vorderen Teile der Flosse sind diese Bündel schon zahlreich; die tieferen, proximalen sind höher ausgebildet, näher zur Haut gehen sie allmählich in eine noch indifferente Zellenmasse über; caudal werden die Muskelbündel dünner, sind weniger dicht angeordnet und nicht so deutlich differenziert; noch weiter nach hinten finden wir schließlich einen gleichmäßigen Mesodermstreifen, der von der Cutis nicht abgrenzbar ist. Auf der Fig. 34, die diesem Stadium entspricht, ist eine Kombination aus vier Sagittalschnitten in einer mittleren (näher zur vorderen Hälfte) Region der hypochordalen Caudalis abgebildet; es sind zahlreiche Nervenzweige und schon ausgebildete Muskelbündel zu sehen; näher zur Haut sind die Bündel noch sehr schwach entwickelt, es überwiegen hier längliche noch nicht ganz differenzierte Zellen; man sieht ebenfalls, daß das Mesenchym, in welchem die Muskelbündel liegen, nicht von der Cutis getrennt ist; ein Vorhandensein myogener Elemente in diesem Mesenchym müssen wir annehmen, weil die Ausbildung von Muskelzellen noch längst nicht beendet ist. Auf späteren Stadien (70 mm lang) ist schon eine dicke Schicht sehr zahlreicher Muskelbündel vorhanden; diese Bündel sind in tiefen Schichten sehr kräftig, je näher zur Oberfläche aber, desto schwächer werden sie; die dünnsten Muskelbündel setzen die oberflächlichsten Schichten zusammen.

Die Beobachtungen über die Entwicklung der Muskulatur in der hypochordalen Caudalis kann man im folgenden zusammenfassen: Die früheste Anlage der Muskulatur erscheint als ein Streifen mesenchymatöser Zellen, welcher unmittelbar den ventralen Myotomenden anliegt; auf späteren Stadien zieht dieses Mesenchym, vom die Cutis bildenden Mesoderm unbegrenzt, der Basis der Flosse entlang; in diesem Streifen werden Muskelzellen ausgebildet, die dann in zahlreiche Muskelbündel vereinigt werden.

Also müssen wir wohl eine gewisse Ähnlichkeit in den allerfrühesten Stadien mit der Anlage der Muskulatur in der Afterflosse bestätigen, wir sind aber schon zum Schlusse gekommen, daß in der letzteren dieser Entwicklungsmodus sekundär ausgebildet wurde, indem er die primäre Anlage in Form von aus den Myotomenden auswachsenden Muskelknospen ersetzt hat, während wir in der Schwanzflosse keine Anhaltspunkte für eine Vermutung finden, als wäre auch hier ehemals ein Muskelknospenstadium vorhanden. Wir müssen anerkennen, daß die Muskulatur der Schwanzflosse in ganz andrer Weise als die Muskulatur der übrigen Flossen ausgebildet wird, und da wir auch keine andren Anhaltspunkte für eine Vergleichung finden, so müssen wir zum Schlusse kommen, daß die Muskulatur der Schwanzflosse nicht der Muskulatur der übrigen unpaaren Flossen allgemein homolog ist, beides sind phylogenetisch verschiedenwertige Gebilde. Wenn wir bedenken, daß die Schwanzflosse der Petromyzonten keine eigne Muskulatur besitzt, so erscheint es auch wahrscheinlich, daß die Schwanzflossenmuskulatur der Fische eine phylogenetisch jüngere Erwerbung vorstellt.

Teleostomi.

Bei *Acipenser ruthenus* wurde die Entwicklung der Muskulatur der unpaaren Flossen von SALENSKY (99) verfolgt. Letzterer hat nachgewiesen, daß diese Muskulatur in der Form von Muskelknospen entsteht, welche je eine von einem jeden Myotom auswachsen; diese Knospen werden nur in den Stellen der kontinuierlichen Flossenfalte angelegt, wo später die einzelnen Flossen ausgebildet werden. Die Reihenfolge der Entstehung dieser Muskelknospen ist in der Rückenflosse eine rostrocaudale, in der Afterflosse scheinbar eine umgekehrte. Die Muskelknospen sind zweischichtig und enthalten am Ende ein deutliches Lumen. Nach dem Ablösen von den Myotomen werden die Muskelknospen an der Basis der Flosse konzentriert. Die Radien des Skelettes werden je einem Muskelknospenpaare entsprechend, angelegt. Diese Beobachtungen zeigen deutlich, daß zwischen der Embryonalentwicklung der Flossenmuskulatur bei den Chondrostei und den Selachiern keine wesentlichen Unterschiede bestehen (da es bewiesen ist, daß auch bei den letzteren ein jedes Myotom nur eine Muskelknospe produziert); es wird nur die Muskulatur in der Analis bei den Chondrostei in primitiverem Wege angelegt; hier, wie auch bei allen Teleostomi überhaupt, werden primäre, unmittelbar aus den Myotomenden auswachsende Muskelknospen gebildet. Meine eignen Beobachtungen haben nichts neues beigebracht, weil das zu meiner Verfügung gestandene Material nur frühe Stadien enthielt; ich kann nur sagen, daß zur Zeit, wenn die Muskelknospen in der Rücken- und Afterflosse schon in Musculi radiales umgebildet sind und die entsprechenden Strahlen eben angelegt sind, und in der Schwanzflosse ebenfalls schon untere Bögen und Hypuralia vorhanden sind, noch keine Spuren einer Muskulaturanlage in der letzteren nachweisbar sind (Salensky beschreibt dieselbe auch nicht). Es ist wahrscheinlich, daß die Muskulatur in der Caudalis wie bei den Selachiern, später auf Kosten eines aus den Myotomenden proliferierten Mesenchyms ausgebildet wird, und nicht eine Knospenbildung stattfindet.

Was die Muskulaturentwicklung in den Flossen der Holostei anbelangt, so ist diese, soweit mir bekannt, noch überhaupt nicht untersucht; zu meiner Verfügung stand eine volle Serie Entwicklungsstadien von *Amia calva* und einige Larven von *Lepidosteus osseus*. Ich habe versucht, möglichst sorgfältig die Entwicklung der Muskulatur bei diesen Formen zu untersuchen; im weiteren werden die Resultate dieser Beobachtungen vorgelegt, hier halte ich es für nötig, an die Resultate der früheren Untersuchungen an Knochenfischen zu erinnern, weil ich bei *Amia* viele Entwicklungszüge finde, welche denen bei den Teleostei ähnlich sind, wenn sie auch bei den letzteren stark umgebildet sind.

Eine sehr schöne Darstellung der Entwicklung der Muskulatur in den unpaarigen Flossen der Knochenfische (*Salmo*) verdanken wir Harrison (95). Nach diesem Verfasser produziert auch bei den Teleostiern ein jedes Myotom nur eine Muskelknospe; diese letztere wächst dann in die Länge, indem das Ende dabei kolbenartig aufschwillt. Junge Knospen sind deutlich begrenzt, später werden die Grenzen verwischt; es sind auch Abortivknospen vor und hinter der Flosse vorhanden. In der Afterflosse werden die Muskelknospen ebenso wie auch in der Rückenflosse ausgebildet. Die Zellenanhäufungen, welche ganz gewiß unmittelbar aus den Muskelknospen hervorgegangen sind, geben nur den Musculi erectores ihren Ursprung. Die Musculi inclinatores und depressores werden aus Zellen, die den Mesenchymzellen ähnlich sind, ausgebildet. Musculus inclinator wird unter dem Ectoderm, zwischen dem letzteren und dem Musculus erector angelegt. Musculus depressor entsteht zwischen dem Ectoderm und dem Flossenträger. Auf der Taf. XXIV, Fig. 9 ist ein Frontalschnitt durch die Flosse gegeben, wo die gegenseitige Lage der Anlagen sehr schön zu sehen ist, auf derselben Figur sind auch Linien, welche die zu einem Metamer gehörende Gebilde begrenzen, angegeben; wir werden sehen, daß diese Grenzen nicht ganz richtig angedeutet sind. Die Untersuchungen von G. Favaro (02) zeigen, daß auch die Musculi supra-carinales der Teleostei ebenfalls auf Kosten von Muskelknospen ausgebildet werden (*Belone*, *Gobius*), wobei aus diesen letzteren die lateralen und intermedialen Muskelbündel, welche der oberflächlichen und tiefen Muskulatur der unpaaren Flossen entspricht, entwickelt werden; der mediale Muskelbündel entsteht aus Mesenchym.

Amia calva.

Die frühesten Stadien der Flossenentwicklung wurden schon früher bei der Beschreibung der Entwicklung des Skelettes geschildert. Auf einem Stadium von ungefähr $8^1/_2$ mm Körperlänge wird die Muskulatur in Form von Muskelknospen angelegt. Die Knospen haben das Aussehen kleiner solider Knötchen deren je einer auf den dorsalen (und im Bereiche der Analis ventralen) Enden der Myotome sitzen. Die letzteren haben auf diesem Stadium noch die Form eines einfachen nach hinten offenen Winkels, die Enden derselben bestehen noch aus undifferenzierten Zellen. Die Reihenfolge der Entstehung der Knospen ist eine schwach ausgesprochene rostrocaudale — genauer, es werden die Muskelknospen beinahe synchron angelegt, nur geht die Entwicklung in einer Region, die näher zum vorderen Teile des Körpers liegt, etwas schneller und bleibt hinten etwas zurück. Bei einer 9 mm langen Larve beginnt die Reihe der Muskelknospen ungefähr vom zehnten Rumpfmyotom; vorne sind sie verhältnismäßig klein, weiter nach hinten werden sie sehr allmählich größer und erreichen eine Maximalgröße bald hinter dem Dottersack — am 20—25. Myotome (hier sind sie ungefähr ebenso groß wie die mittleren Knospen der Afterflosse auf der Fig. 35); weiter caudalwärts werden sie allmählich kleiner, bekommen das Aussehen ganz kleiner Knötchen, und schließlich gehen sie ungefähr am 50. Rumpfmyotom ganz verloren. Auf etwas späteren Stadien treten hinten noch bis zehn Knospen hervor. In der Afterflosse ist die Entwicklungsreihenfolge dieselbe, auch hier kann man sie als Resultat einer Kombination einer rostrocaudalen Entwicklungsrichtung mit einer Richtung von der Mitte zu den Rändern auffassen (Fig. 35, 36). Die Anlage der Knospen findet gleichzeitig mit der Ausbildung derselben in der Dorsalis statt, während der weiteren Entwicklung eilt aber die Analis schon etwas voraus. Abortivknospen scheinen bei *Amia* gar nicht vorzukommen. Einige Knospen verspäten sich in ihrer Entwicklung ganz beträchtlich (die caudalsten in der Dorsalis und Analis und die cranialsten in der Analis), augenscheinlich nehmen sie aber alle an der Ausbildung der Flossenmuskulatur Anteil. Auf frühen Stadien stehen alle Knospen vertikal, auf späteren bekommen sie eine gewisse Neigung nach hinten, nur die allerletzten Muskelknospen, die in ihrer Entwicklung zurückbleiben, stehen gerade oder sind sogar etwas nach vorne gekehrt; später bekommen auch diese Knospen dieselbe Neigung. Diese Neigung der Knospen nach hinten scheint passiv durch das Wachstum der Myotomenden zustande zu kommen. Bei 9—10 mm langen *Amia*-Larven sind die Enden der Myotome mit einem Hütchen von embryonalem Gewebe bedeckt, welches in der Mitte mit der Muskelknospe verbunden ist; an der vorderen Ecke dieses Hütchens wird eine Epithelverdickung gebildet, auf deren Kosten das weitere Wachstum der Myotomen geschieht, welche gerade auf diesem Stadium sich nach vorne umzubiegen beginnen (Fig. 36). Da die Muskelknospen noch ziemlich lange (bis zum 13 mm langen Stadium) mit den Myotomen verbunden bleiben, die letzteren aber wie gesagt auf diesen Stadien sich cranialwärts umbiegen und ziemlich stark nach vorne wachsen, so werden auch die Knospenstiele mit vorausgezogen, indem die aufgeschwollenen Enden der Knospen ungefähr auf der Stelle bleiben, und infolgedessen die gesamte Knospe eine Neigung nach hinten bekommt. Die Muskelknospen sind deutlich zweischichtig, ein Lumen konnte ich in ihnen aber nicht nachweisen — sie erscheinen ganz solid. Auf Querschnitten sieht man, daß die beiden Schichten einer Knospe Fortsetzungen des Muskel- und des Cutisblattes der Myotome vorstellen; das Cutisblatt ist auf diesen Stadien schon beinahe in seiner ganzen Ausdehnung in Mesenchym aufgelöst, es ist aber deutlich an den Myotomenden zu sehen, wo die Zellen noch wenig differenziert sind. Die Knospen wachsen beträchtlich in die Länge, dabei schwellen ihre distalen Enden auf und werden immer enger an das Ectoderm angedrückt, indem die mit den Myotomen zusammenhängenden Teile nicht nur relativ, sondern auch absolut dünner werden — die Knospe ist jetzt mit dem entsprechenden Myotom vermittelst eines dünnen Stieles verbunden. Auf Frontal- und Querschnitten kann man sehen, daß die Knospen beträchtlich flacher werden, besonders distal, und zugleich auch das Ectoderm in den entsprechenden Stellen etwas nach außen hervorgewölbt wird. Das zwischen den Knospen und Ectoderm liegende Mesenchym ist anfangs sehr spärlich, so daß man nur ab und zu einzelne Zellen findet; allmählich gibt es aber einer kontinuierlichen Schicht ihren Ursprung; diese Schicht ist, wenn auch sehr dünn und zwischen den Knospen und Ectoderm stark zusammengepreßt, so doch deutlich durch Reichtum an Pigmentzellen in die Augen fallend.

Der Zusammenhang der Knospen mit den Myotomen wird bei 13—14 mm langen Larven aufgegeben und die Knospen bekommen das Aussehen wie auf der Fig. 37 abgebildet ist; auf diesem Stadium (14 mm) sind auf den Enden der Myotome noch Spuren der Epithelialerhöhungen zu sehen, welche mit den Knospenstielen in Verbindung standen. Zu einer jeden Muskelknospe kommt ein entsprechender Spinalnerv, scheint auf die Oberfläche derselben sich anzulegen, er verzweigt sich und die Enden desselben scheinen schon auf diesem Stadium weiter distal der Cutis entlang zu ziehen. Ich konnte keine Anastomosen zwischen den einzelnen Nerven nachweisen; hier und da kann man wohl kleine seitliche Zweige auffinden, sie gehen aber bald zwischen den protoplasmatischen Fortsätzen der Mesenchymzellen verloren.

Die Zellen bekommen eine längliche Gestalt und sind auf einem 16 mm langen Stadium schon ganz faserförmig; die hinteren Knospen aber in der Analis und Dorsalis können noch einige Zeit lang ihren epithelialen Charakter bewahren. Auf der Fig. 38 hat eine solche Knospe sogar noch einen ganz deutlichen Zusammenhang mit dem Myotom beibehalten; die Ausbildung der Muskelfibrillen scheint im vollen Gange zu sein. Gleichzeitig mit diesem Prozeß einer histologischen Differenzierung beginnen auch wichtige morphologische Umbildungen. Auf der Fig. 39, welche einen Querschnitt durch eine 15 mm lange *Amia*-Larve im hinteren Rumpfabschnitte darstellt, sieht man, daß die Basis der Knospe beträchtlich am Umfang zunimmt und gleichzeitig in zwei Abschnitte gespalten wird — einen ziemlich flachen, zum Ectoderm angedrückten superficialen, und einen massiveren in proximomedialer Richtung auswachsenden tiefen. Das Bild ist dem von Harrison für *Salmo* (Taf. XXIV, Fig. 7) gegebenen sehr ähnlich, nur sind beim letzteren die Grenzen weniger deutlich. Auf demselben Schnitte (Fig. 39) kann man auch sehen, daß das Ectoderm eine gut wahrnehmbare Vertiefung auf der Stelle gebildet hat, wo die Muskelanlage ihm anliegt. Diese Anlagen können wir schon wegen der begonnenen histologischen Differenzierung als primäre Muskelbündel, oder Musculi radiales bezeichnen. Da die Muskelknospen, wie ich schon erwähnt habe, eine schräge nach hinten geneigte Richtung bekommen, welche Lage die Muskeln und das Skelet auf späteren Stadien wie auch beim erwachsenen Tiere bewahren, so trifft ein Querschnitt, wie auf der Fig. 39 abgebildet ist, gewöhnlich zwei Knospen gleichzeitig; auf der Abbildung sieht man die Basis einer Anlage und das Ende der nächst vorhergehenden getroffen; ebenso sieht man auch eine dem Ende dieser Knospe entsprechende Ectodermvertiefung, welche folglich die Form einer der Lage der Muskelanlage streng entsprechenden Rinne besitzt. Das angeschnittene Knospenende läßt noch keine Merkmale einer weiteren Differenzierung erkennen und erscheint noch einfach als ein zweischichtiges Epithel. Weiter distal liegen schon Hornfäden. Zwischen den Muskelanlagen sind schon Skeletanlagen als kleine Mesodermverdichtungen mit den ersten Spuren einer Zwischensubstanz (Prochondralen) zu sehen. Auf frontalen Schnitten durch *Amia*-Larven entsprechender Stadien (15 mm) kann man nachweisen, daß die Spaltung in zwei Schichten in proximo-distaler Richtung, und dabei schneller in der Mitte einer jeden Anlage, als an den Rändern fortschreitet. Fig. 44 stellt einen Frontalschnitt durch die Analis ungefähr in der Höhe der Mitte der Skelet- und Muskelanlagen dar, dabei hat der Schnitt im vorderen Teile der Flosse die Anlagen weiter proximal, im hinteren mehr distal getroffen (infolge schräger Stellung der Ventralwand zur Körperlängsachse). Man sieht, daß proximal in der Anlage kleine Lumina vorhanden sind, welche dieselben in eine laterale und mediale Schicht teilen. Wenn man die Schnitte weiter verfolgt, so sieht man, daß dieses Lumen an der Basis diese Schichten völlig voneinander trennt. Auf späteren Stadien ist die Spaltung eine vollkommenere; auf der Fig. 45, die einen Schnitt durch den hinteren Teil der Dorsalis einer 18 mm langen *Amia* in dem proximalen Abschnitte der Flosse darstellt, wobei auch hier im vorderen Teile die proximalsten Abschnitte der Anlagen getroffen sind, sieht man, daß die beiden Schichten proximal völlig voneinander getrennt sind (Fig. 45 *pr*, *sup*); der tiefe (mediale) Muskel zieht proximalwärts schon etwas weiter als der oberflächliche (pr_1), der superficiale (laterale) ist an das Integument angedrückt und hat die Form einer Rinne; ungefähr in der Mitte ihrer Höhe werden beide Muskeln mit ihren Rändern verbunden und am distalen Ende finden wir nur noch eine ungeteilte Anlage (*M.rad*). Auf der Fig. 40 ist eine nach Frontalschnitten hergestellte Rekonstruktion abgebildet, die das hintere Ende der Dorsalis einer 19 mm langen *Amia* von Innen gesehen wiedergibt; auf der Fig. 41 ebenso eine Rekonstruktion des

Skelettes und der Muskulatur der Dorsalis einer 21 mm langen *Amia* von außen gesehen. Beide Muskeln sind nur noch distal miteinander verbunden; der superficiale hat das Aussehen einer ziemlich tiefen Rinne, der tiefe ist massiver und etwas länger (in proximo-medialer Richtung ausgewachsen), aber nicht so breit. Histologisch stellen sie Bündel deutlich quergestreifter Muskelfasern vor. Ich habe schon erwähnt, daß die Spaltung einer primär einheitlichen Anlage in zwei Schichten, durch eine in dieselbe in proximo-distaler Richtung einwachsende Höhle bedingt wird (in diese Höhle dringen darnach natürlich auch Mesenchymzellen ein). Da die Anlage, eben die Muskelknospe, von Anfang an zweischichtig erscheint, so könnte vielleicht der Gedanke naheliegen, es entspräche die Teilung in eine oberflächliche und tiefe Muskelschicht den primären Epithelschichten der Knospe, ich kann aber in keinem Falle solcher Meinung beistimmen, weil vor der Spaltung die Zellanordnung undeutlich wird und ich nicht bestimmen kann, aus wieviel Schichten sie jetzt zusammengesetzt ist; es scheint mir, daß auch die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen auf diesen Stadien verwischt werden.

Die Spaltung des primären Muskelbündels führt also zu einem Stadium, wo die Muskulatur der unpaaren Flossen, ähnlich der Muskulatur der erwachsenen Selachier und Chondrostei aus zwei Schichten besteht, einer superficialen und einer tiefen. Wir wissen, daß bei den Selachiern die Teilung noch nicht vollendet ist, und gerade in proximo-distaler Richtung zustande kommt (im zweiten Teile dieser Arbeit werden wir noch darauf kommen). Dieses Stadium besteht längere Zeit bei *Amia*-Larven und stellt unzweifelhaft eine Rekapitulation des entsprechenden phylogenetischen Stadiums vor.

Auf späteren Stadien geht die morphologische Differenzierung weiter und führt zur Ausbildung, einem jeden Innenradius entsprechend, dreier für die Holostei und Teleostei charakteristischer Muskelpaare, eben der Inclinatores, Erectores und Depressores. Schon bei 21 mm langen Larven kann man ein progressives Wachstum der Ränder des superficialen Muskels erkennen. In der Afterflosse, welche ihrer Entwicklung nach der Dorsalflosse voreilt, ist schon eine Ablösung der vorderen und hinteren, nach innen gewendeten (der Muskel hat eine Rinnenform) Ränder des superficialen Muskels begonnen, diese Loslösung der Randbündel geht auch hier in proximo-distaler Richtung vor sich. Auf einem Frontalschnitt durch den hinteren Abschnitt der Dorsalis einer 26 mm langen *Amia* ist deutlich die Loslösung der Ränder des lateralen Muskels zu sehen; auf der Fig. 46 ist wieder der vordere

Teil weiter proximal geschnitten; proximal sind die Randbündel schon abgelöst (Fig. 46 *depr*), distal ist der Zusammenhang mit der mittleren Portion (*incl*) noch deutlich zu sehen (*depr'*). Auf der Rekonstruktion desselben Teiles der Dorsalis nach Sagittalschnitten kann man sehen, daß die proximalen Enden der Randportionen zweier benachbarter Muskeln sich untereinander verbinden (Fig. 42 *depr''*). Distal beginnen die Muskeln sich an die Basen der schon gut entwickelten Hautstrahlen anzuheften, und dabei in der Weise, daß an einem jeden Strahle die mittlere Portion und die hintere Randportion des entsprechenden — und die vordere Randportion des darnach folgenden superficialen Muskels inseriert. Der tiefe Muskel wird distal an der Basis des entsprechenden Hautstrahles in dessen vorderer Hälfte befestigt, dieses ist der stärkste Muskel eines jeden Strahles, der definitive Musculus erector (Fig. 42 *err*). Auf einem Frontalschnitt durch die Analis einer gleichen Larve (26 mm) sieht man, daß die abgesonderten Randportionen des superficialen Muskels beträchtlich zur Mittellinie vorgerückt sind, paarweise sich einander genähert haben und proximal sogar völlig verschmolzen sind (Fig. 47 *depr''*). Während der Entwicklung wächst dieser doppelte Muskel ebenso wie der tiefe Erector beträchtlich proximalwärts und findet eine für beide Komponente gemeinsame Befestigung am vorderen Teile der Seitenfläche des hinten liegenden Flossenträgers, indem der Erector am hinteren Teile derselben ihren Ursprung bekommt. Auf der Fig. 43 sind die Beziehungen der einzelnen Muskeln zueinander und zu den Skeletteilen zu sehen. Auf späteren Stadien kann man einige zum Erector gehörende Muskelbündel erkennen, die dann noch am nächstfolgenden Flossenträger befestigt werden; auf der Fig. 43 habe ich diese Portion weggelassen, um die auch so schon sehr komplizierte Zeichnung nicht noch komplizierter zu machen; diese Portion wird unzweifelhaft sekundär ausgebildet und bleibt auch merkbar schwächer als ebensolche Muskelbündel bei den Teleostiern. Die mittlere Portion des superficialen Muskels stellt den definitiven Musculus inclinator dar. Die hintere Randportion eines vorhergehenden superficialen Muskels behält ihre ursprüngliche Verbindung mit dem entsprechenden Hautstrahle und wird sekundär an den nächstfolgenden Flossenträger befestigt; sie wird mit der vorderen Randportion des nächstfolgenden superficialen Muskels, welche am vorderen Hautstrahle ihre Insertion findet und proximal am entsprechenden Flossenträger befestigt wird, in einen sekundär einheitllchen, dimeren Musculus depressor verschmolzen. Der Musculus erector wird unmittelbar aus dem primären tiefen Muskel entwickelt.

Schwanzflosse.

Die Muskulatur der Schwanzflosse wird, wie auch bei den Selachiern in ganz andrer Weise angelegt; sie wird auch hier später als das entsprechende Innenskelet entwickelt. Bei *Amia*-Larven von etwa 14 mm Körperlänge kommen zur Seite von den Hämaldornen nicht weit von den distalen Enden derselben Verdichtungen von Mesenchymzellen zum Vorschein; da diese Mesenchymverdichtungen auf jeder Seite in der Form eines unmittelbar medial den ventralen Myotomenden anliegenden Streifens erscheinen, so muß man denken, daß sie auf Kosten von aus den Myotomenden proliferierten Zellen zusammengesetzt sind. Das am Anfang ziemlich lockere und unbestimmt begrenzte Mesenchym wird dichter und wird in zwei deutlicher begrenzte Massen konzentriert, eine distale und eine proximale. Die proximale Zellanhäufung besteht aus einem lockeren Mesenchym und ist nicht so scharf begrenzt, sie liegt an den Basen einiger hinterer Dornfortsätze. Die distale Zellverdichtung ist deutlich begrenzt und stellt eine ziemlich dichte Masse von Mesenchymzellen vor, die den distalen Teilen der Dornfortsätze entlang, im Bereiche des ganzen ventralen Lappens der Schwanzflosse, ziehen.

Von den letzten Myotomen zieht ein Bündelchen langer faserförmiger Zellen nach vorne zur proximalen Mesenchymmasse. Schon auf einem 16 mm langen Stadium haben die Zellen eine längliche Form. Auf der Fig. 51 ist dieses Stadium abgebildet; es sind die beiden Anlagen deutlich zu sehen (*d.M.st* und *pr.M.st*), ebenso wie auch der von den letzten Myotomen zum proximalen Zellenstrange ziehende Muskelbündel (*L.M*). Bei einer 19 mm langen *Amia calva* bestehen beide Anlagen schon aus Muskelfasern. Die distale Anlage bildet eine ziemlich dichte und schmale Schicht, deren Fasern alle proximo-distal und rostro-caudal gerichtet sind (Fig. 52 *d.M*). Die proximale Anlage besteht aus verhältnismäßig spärlichen Muskelfasern, welche längst nicht eine so regelmäßige massive und lange Schicht bilden wie die erste (Fig. 52 *pr.M*); die Muskelfasern sind teilweise in kleine Bündelchen vereinigt und sind im vorderen Teile ungefähr ebenso gerichtet wie auch in der distalen Anlage, in dem hinteren aber bekommen sie eine rein proximo-distale Richtung. Das Längsbündel von Muskelfasern behält noch seinen Zusammenhang mit den Myotomen und kommt unmittelbar an die letzterwähnte Anlage an; trotz der engen Nachbarschaft gehen aber Fasern aus der einen Anlage nicht in die andre über, sie bleiben immer durch eine bindegewebige Scheidewand voneinander getrennt. Auf späteren Stadien treten die Muskelfasern der distalen Gruppe in Verbindung mit den Hautstrahlen; dabei treten auch im hinteren Teile der Flosse neue Differenzierungen ein; zu den caudalsten Hautstrahlen ziehen noch besondere Muskelbündel, je eins zu einem jeden Strahle (Fig. 53 *Itrr.M*). Die proximale Muskelmasse nimmt jetzt eine verhältnismäßig kleine Region im mittleren Teile der Flosse ein; sie befestigt sich einerseits an die Myosepten des sie bedeckenden Seitenmuskels und anderseits an ein fibröses Septum, welches dieselbe von dem distalen Muskel trennt (Fig. 53 *Sept*). Mit diesem Septum ist auch der aus den Myotomen unmittelbar ausgewachsene Längsmuskel verbunden, anderseits findet derselbe an den allerletzten Hautradien seine Insertion. Bei einer jungen *Amia calva*, 50 mm Körperlänge, sind die Verhältnisse ungefähr dieselben wie auf dem vorhergehenden Stadium (Fig. 56), nur sind die distalen Muskelbündel zwischen den caudalsten Strahlen viel höher ausgebildet, ihrer Lage nach nenne ich sie Musculi interradiales. Ihrer Entwicklung nach stellen sie Differenzierungsprodukte des distalen Muskels vor. Der letztere kann seiner Funktion nach als Musculus flexor ventralis bezeichnet werden. Den sekundären, aus den Myotomen auswachsenden Muskel werden wir, seiner Lage entsprechend, hypochordalen Längsmuskel nennen.

Wir können die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung an *Amia calva* in folgendem zusammenfassen.

Die Muskulatur der Rücken- und Afterflosse der *Amia calva* wird in Form von Muskelknospen angelegt; letztere sind zweischichtig aber ganz solid, und entstehen je eine auf einem jeden entsprechenden Myotome. Alle Knospen treten beinahe synchron auf; streng gesagt ist die Ausbildungsrichtung ein Resultat einer Kombination einer rostrocaudalen Richtung mit einer Richtung von der Mitte zu den Rändern. Die Muskulatur wird in der Analis gleichzeitig mit derselben in der Dorsalis angelegt, in der weiteren Entwicklung eilt sie aber merkbar voraus. Die Muskelknospen bekommen infolge des Umbiegens der Myotomenden nach vorne eine geneigte Lage, werden dann von den Myotomen losgelöst und wandeln sich in primäre metamer angeordnete Muskelbündel — Musculi radiales um. Zwischen den entsprechenden Nerven sind auf den frühen Stadien keine Anastomosen vorhanden, die primäre Musculi radiales sind haploneur. Gleichzeitig mit der Ausbildung der Muskelfasern beginnt auch die Spaltung des primären Muskels in zwei Schichten — eine tiefe und eine superficiale; diese Spaltung schreitet in proximo-distaler Richtung fort. Der tiefe Muskel wächst proximalwärts zu seinem Anhaftungspunkte caudolateral am

Flossenträger und inseriert an dem vorderen Teile der Flossenstrahlbasis, er bildet den Musculus erector des erwachsenen Fisches. Die superficiale Schicht trennt von sich (ebenfalls im proximo-distaler Richtung) zwei Randbündel ab; die mittlere Portion inseriert lateral an der Flossenstrahlbasis und gibt den Musculus inclinator. Die Randbündel zweier nacheinander folgender superficialer Muskeln vereinigen sich proximal und wachsen zur gemeinsamen Anheftungsstelle, rostrolateral am hinten liegenden Flossenträger; distal werden sie hinten an der Basis des vorne liegenden Hautstrahles befestigt; beide Bündel verschmelzen zur Herstellung des Musculus depressor des erwachsenen Fisches. Die zwischen den Nerven ausgebildeten Anastomosen scheinen teilweise durch die Entwicklung dieses letzten dimeren Muskels hervorgerufen zu sein; Musculus inclinator und erector sind haploneur, Musculus depressor ist dineur.

Die Muskulatur der hypochordalen Schwanzflosse wird aus einer Mesenchymverdichtung ausgebildet, die in der Form eines Streifens unmittelbar unter den ventralen Myotomenden hervortritt. Das Mesenchym wird in zwei Anlagen konzentriert; die eine, proximale Anlage ist offenbar ein regressives Gebilde, sie gibt einem Muskel Ursprung, welcher an Skeletteile nicht direkt befestigt wird und eine Verbindung zwischen Seitenmuskel und den zwei progressiven Schwanzflossenmuskeln zustande bringt. Die distale, progressive Anlage wird zu einem bedeutenden Muskel umgebildet, welcher von den unteren Dornen zu den Hautstrahlen zieht; dieses ist der Musculus flexor ventralis. Als Differenzierungsprodukte dieses Muskels werden im hinteren Teile der Flosse noch besondere Musculi interradiales ausgebildet. Direkt aus den letzten Myotomen wächst ein Muskelbündel aus, welches zu den Basen einiger Dornfortsätze einerseits und zu den letzten Hautstrahlen anderseits Beziehungen bekommt; dieser ebenfalls progressive Muskel kann als Musculus hypochordalis bezeichnet werden. Zwischen der Entwicklung der Muskulatur der Schwanzflosse und derselben in den übrigen unpaaren Flossen kann man keine Vergleichung durchführen, wir müssen annehmen, daß die Muskulatur der hypochordalen Caudalis nicht der Muskulatur der übrigen Flossen homodynam ist.

Lepidosteus osseus.

Die Muskulatur der Rücken- und Afterflosse wird auch hier in der Form zweischichtiger Epithelknospen gebildet, welche je eine aus den Enden der Myotome auswachsen. Die Muskelknospen werden beinahe gleichzeitig angelegt, die mittleren eilen etwas voraus. Auf der Fig. 48 ist ein 13 mm langes Stadium abgebildet. Abortivknospen kann ich in der Analis nicht mit Sicherheit nachweisen; in der Dorsalis sind es wahrscheinlich die sieben cranialsten Knospen (Fig. 48 *A.kn*). Dieses letztere, wie auch die Richtung der Knospen, weisen auf eine wahrscheinliche Wanderung der Flosse nach hinten hin. In der Afterflosse convergieren die Knospen ziemlich beträchtlich. Eine »Konzentration« ist überhaupt deutlich ausgesprochen im Unterschied von *Amia*, wo letztere kaum nachweisbar ist (bei *Amia* liegen in der Dorsalis 51 Flossenträger im Bereiche 46 oberer Bögen, bei *Lepidosteus* entsprechen acht Flossenträger in der Dorsalis ungefähr sechs Bögen und neun Flossenträger in der Analis fünf bis sechs Körpermetameren).

In den Muskelknospen sind die Epithelzellen in den aufgeschwollenen Enden derselben deutlich radiär angeordnet; im Centrum kann man oft ein kleines Lumen nachweisen. Bei 16 mm langen Larven beginnt schon in den proximalen Abschnitten der von den Myotomen jetzt losgelösten Muskelknospen die Ausbildung von Muskelfasern, indem distal die Wände noch einen epithelialen Charakter behalten und noch ein kleines Lumen begrenzen (Fig. 49); zu einer jeden Muskelknospe kommt ein entsprechender Spinalnerv. Auf einem 21 mm langen Stadium sind schon richtige Muskelbündel vorhanden, die aus deutlich quergestreiften Fasern zusammengesetzt sind; auf der Fig. 23 sind die Umrisse der Muskelanlagen in der Dorsalis bezeichnet; auf der Fig. 50 sind die Musculi radiales der Afterflosse abgebildet. Zu einem jeden primären Muskel kommt ein entsprechender Spinalnerv, gibt einen Zweig an die Anlage ab und zieht weiter unter dem Muskel (medial) distalwärts in die Flossenfalte. Hinten und vorne ist eine noch nicht differenzierte Mesenchymmasse vorhanden, welche wahrscheinlich durch Auflösung der vorderen und hinteren Knospen entstanden ist; zu diesen Mesenchymhäufchen kommen ebenfalls Nerven. Zwischen einigen Nerven, besonders den vorderen und hinteren, sind schon Anastomosen ausgebildet. Damit muß ich die Beschreibung der Muskulaturentwicklung bei *Lepidosteus* beenden, weil ich beim spätesten, 26 mm langen Exemplar keine deutenswerte Änderungen sehe. Es fällt also die Ausbildung der definitiven Muskeln auf spätere Stadien als bei *Amia*, und es dauert das Stadium der primären Musculi radiales bei *Lepidosteus* viel länger als bei *Amia*.

Was die Entwicklung der Muskulatur der Schwanzflosse betrifft, so wird sie auch hier auf Kosten des unter den ventralen Myotomenden hervortretenden Mesenchyms ausgebildet. Man kann auch die beiden charakteristischen Anlagen unterscheiden: die ziemlich massive distale und die noch beträchtlicher als bei *Amia* beschränkte proximale; diese letzte Anlage tritt in eine sehr feste Verbindung mit dem aus den letzten Myotomen auswachsenden Muskelbündel, welches die Anlage des Musculus hypochordalis vorstellt (Fig. 54).

Aus dieser sehr kurzen und nicht vollständigen Darstellung kann man doch ersehen, daß eine sehr große Übereinstimmung mit den bei *Amia* beobachteten Tatsachen besteht; in einiger Hinsicht ist der Entwicklungsgang bei *Lepidosteus* sogar primitiver (in der Ausbildung der Muskelknospen und der primären Musculi radiales). Im folgenden resumieren wir die wichtigsten Tatsachen.

Die Muskelknospen werden beinahe gleichzeitig ausgebildet, je eine auf einem jeden Myotom, und enthalten kleine Lumina. Vor der Rückenflosse sind Abortivknospen vorhanden, die wahrscheinlich auf eine in der Phylogenese stattgefundene Wanderung der Flosse nach hinten hinweist. Eine jede gut ausgebildete (mittlere) Muskelknospe gibt unmittelbar einem primären Musculus radialis ihren Ursprung, nur die Randknospen werden erst in Mesenchym aufgelöst. Das Stadium der Primitivmuskelbündel ist dauerhaft. Die Muskulatur der Schwanzflosse wird aus zwei Mesenchymanlagen ausgebildet. Die proximale Anlage ist beträchtlich reduziert; die distale gibt den wichtigsten Muskel der Schwanzflosse, den Musculus flexor ventralis.

Salmo fario.

Bei Teleostiern habe ich nur die Entwicklung der Muskulatur in der Schwanzflosse untersucht; als Untersuchungsobjekt dienten mir *Salmo fario* und *Amiurus nebulosus*; da die Entwicklung bei diesen Formen im wesentlichen übereinstimmt, so beschreibe ich nur die erste Form.

Auf der Fig. 57 ist die Schwanzflosse eines 13,5 mm langen *Salmo* rekonstruiert. Hypochordal kann man eine distale Anlage als eine dichte Mesenchymmasse erkennen, in welcher von einer Seite schon die Entwicklung der Muskelfasern beginnt (*d.M.st*), und einem proximalen schmalen Mesenchymstreifen (*pr.M.st*). Es ist unzweifelhaft, daß diese beiden Anlagen den beiden Anlagen bei *Amia* und *Lepidosteus* entsprechen, die Lage stimmt überein. In dem hinteren Teile der Flosse unmittelbar unter der Chorda und zur Seite von den Hypuralknorpeln liegt eine starke Anlage mit einer Längenanordnung schon differenzierter Muskelfasern (Fig. 57 *L.M*); dieser Muskel ist unzweifelhaft dem hypochordalen Längsmuskel der *Amia* und *Lepidosteus* homolog; er unterscheidet sich von diesen nur durch eine viel stärkere Ausbildung. Epichordal ist ein kleiner Längsstreifen zu sehen, welcher die Anlage eines neuen, bei den Holostei noch nicht vorhandenen, Muskels vorstellt. Auf der Fig. 58 ist ein etwa 16 mm langes Stadium abgebildet; die proximale Mesenchymmasse (*pr.M.st*) ist noch, wie früher, mesenchymatös; in der distalen Anlage ist die Entwicklung der Muskelfasern noch weiter fortgeschritten (Fig. 58 *d.M.st*); der Längsmuskel ist gut ausgebildet (*L.M*); die epichordale Anlage ist jetzt aus langen faserförmigen Zellen zusammengesetzt (*fl.d*), sie ist aber nicht von den Myotomen abgegrenzt und geht unmittelbar in dieselben über. Auf einem folgenden etwa 17 mm langen Stadium sind der hypochordale Längsmuskel (*L.M*) und der epichordale Musculus flexor dorsalis gut ausgebildet; letzterer ist, wenigstens auf Schnitten, noch von den Myotomen nicht abtrennbar. In dem hypochordalen Musculus flexor ventralis (*fl.v*) kann man jetzt außer der oberflächlichen, schon auf früheren Stadien hervorgetretenen Muskelportion, noch eine tieferliegende Muskelmasse mit einer fächerförmigen Anordnung der Fasern erkennen (Fig. 59) In der proximalen Anlage werden endlich auch die Zellen in die Länge gezogen. Ventral kommt jetzt noch ein kleines, mit den Myotomen kontinuierlich verbundenes Muskelbündel zur Ausbildung, die Anlage des Musculus flexor ventralis inferior, wie man ihn nennen kann. Auf der Fig. 60 ist noch ein späteres Stadium abgebildet, auf welchem schon alle Muskeln des erwachsenen Fisches vorhanden sind. Von vorne kommen zu den Dornfortsätzen die langen und sehr schmalen Musculi carinales ventralis und dorsalis (*s.car.*, *i.car*). Wie dorsal, so auch ventral sind die von den Myotomen noch nicht ganz abgetrennten Musculi flexores dorsalis superior und ventralis inferior zu sehen (*fl.d.sup.*, *fl.v.inf*). Der Musculus flexor dorsalis ist ebenfalls noch mit den Myotomen und mit dem Musculus flexor dorsalis superior verbunden (*fl.d*). Der primäre proximale Muskel besteht aus deutlichen Muskelfasern (*pr.M*). Der primäre distale Musculus flexor ventralis läßt die zwei Portionen, die oberflächliche mit einer Längsanordnung der Fasern und die tiefe mit der fächerförmigen Anordnung erkennen (*fl.v*). Schließlich sind distal zwischen den Basen der Hautradien noch aus spärlichen Muskelfasern bestehende Musculi interradiales (plicatores) hervorgetreten (*M.itrr*); diese Muskeln scheinen auf Kosten eines Mesenchymstreifens ausgebildet zu werden, welches man auf den vorhergehenden Stadien längs den Hautstrahlenbasen, im Zusammenhange mit der Anlage des primären Musculus flexor ventralis erkennen kann (Fig. 59 *M.itrr*); dieser Mesenchymstreifen ist aber nicht deutlich begrenzt und seine Beziehungen zu andern Teilen konnten nicht genau wiedergegeben werden. Wir haben gesehen, daß bei *Amia* die gewiß homologen Musculi interradiales ganz deutlich vom primären Muskel herausdifferenziert werden, dasselbe scheint auch bei Teleostiern nur weniger deutlich stattzufinden.

Auf der Fig. 55 habe ich die Muskulatur einer ziemlich späten *Amiurus*-Larve abgebildet. Im allgemeinen ist die Anordnung der Muskeln dieselbe; etwas einfacher und wahrscheinlich primitiver ist der primäre Musculus flexor ventralis aufgebaut; er besteht aus Muskelfasern, die fächerförmig von den Dornfortsätzen zu den Hautstrahlen ziehen.

Diese Beobachtungen zeigen, daß die Schwanzmuskulatur der Teleostier unmittelbar von der Muskulatur der Holostei hergeleitet wird, und speziell derselben der *Amia calva* nahe steht. Bei den Teleostiern ist die schon bei *Amia* eingetretene Differenzierung der primären Muskeln weiter in derselben Richtung gegangen und hat zur Ausbildung eines komplizierten Systems der Musculi interradiales geführt; der hypochordale Längsmuskel ist stark progressiv weiterentwickelt. Außerdem ist die gesamte Muskulatur durch von den Myotomen abgelöste sekundäre Muskeln verstärkt worden.

Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung.

Zum Schlusse will ich versuchen, die Resultate der vorliegenden Untersuchungen zusammenzufassen und eine Vergleichung auch mit andern, uns nicht zugänglichen Formen wenigstens anzudeuten.

Wir haben gesehen, daß die unpaaren Flossen aller Fische embryonal durch eine kontinuierliche Ectodermfalte, in welche Mesenchym eindringt, verbunden sind; durch progressive Entwicklung gewisser Abschnitte dieses Flossensaumes, und gleichzeitige Reduktion der Zwischenstrecken werden die definitiven Flossen ausgebildet. Daß dieser Entwicklungsgang im allgemeinen der phylogenetischen Ausbildung der unpaaren Flossen aus einer gemeinsamen Flosse durch Teilung in einzelne Abschnitte entspricht, welche darnach verschiedenartiger Reduktion und Konzentration unterliegen, daran zweifelt wohl keiner. Bestritten wird nur noch der Wert des präanalen Abschnittes dieses Hautsaumes; wir haben gesehen, daß er ein spezielles Larvenorgan vorstellt, dessen phylogenetischer Wert mit Bestimmtheit nicht festgestellt werden kann; eine Homologisierung mit der Präanalflosse des *Amphioxus* ist nicht gerade unmöglich.

Unbestreitbar ist die Frage über die primäre Form der Schwanzflosse; embryonal teilt die Chorda immer die Schwanzflosse in zwei symmetrische Hälften; später wird bei allen Fischen (außer Dipnoi) der ventrale Schwanzlappen progressiv entwickelt und die Chorda nach oben umgebogen, dieses gibt dem Schwanze die charakteristische heterocerkale Form; schließlich wird bei den Holostei und Teleostei durch Reduktion des dorsalen Schwanzlappens eine äußerliche Symmetrie (Homocerkie) erzielt. Daß diese Formenreihe einer ähnlichen phylogenetischen Reihe entspricht, ist ebenfalls schon lange festgestellt, und wir brauchen zu dieser Frage hier nicht zurückzukommen. Wir werden besondere Aufmerksamkeit der Frage über den Ursprung des Skelettes der unpaaren Flossen schenken.

Wir haben gesehen, daß die erste Anlage des Skelettes der unpaaren Flossen in Form einer mehr oder weniger deutlich begrenzten skeletogenen Platte erscheint, welche vom Achsenskelet deutlich durch eine Strecke viel lockereren Mesenchyms getrennt ist. Was die Herkunft der diese Anlagen zusammenstellenden Zellen betrifft, so ist es schwer etwas bestimmtes hierüber zu sagen, außer dem, daß es gewöhnliche, durch nichts gekennzeichnete Mesenchymzellen sind; ich habe mir die Aufgabe nicht gestellt, speziell diese Frage zu untersuchen; es ist dieses eine schwere, und meiner Meinung nach wahrscheinlich für die uns interessierende Frage über die Herkunft des Flossenskelettes wenig fruchtbare Aufgabe. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß wenigstens in den Dorsalflossen, das skeletogene Mesenchym von den Sklerotomen stammt. Der mit dem axialen Mesoderm gemeinsamen Herkunft darf man aber nicht allzu hohen Wert zuschreiben; wenn wir soweit gehen wollten, so könnten wir einen gemeinsamen Ursprung vieler verschiedenster Organe behaupten (schließlich ja auch mit Recht).

Es ist wichtig, daß sie zur Zeit der ersten Lokalisierung der Anlage des Skelettes schon immer deutlich vom Achsenskelet getrennt ist. Im Zusammenhange mit stärker oder schwächer ausgesprochener Konzentration des Flosse und wahrscheinlich auch durch die Wachstumsschnelligkeit bedingt, ist diese skeletogene Platte aus mehr oder weniger dichtem Mesenchym zusammengesetzt; in seltenen Fällen sehr schwach konzentrierter Flossen (*Amia*) ist das Mesenchym so locker, daß die Grenzen dieser Platte gar nicht nachweisbar sind. Die Anlage der Innenradien erscheint in der Form örtlicher Verdichtungen in der skeletogenen Platte, welche gewöhnlich von Auflockerung des Gewebes in den Zwischenstrecken begleitet wird; dieses wird dadurch erklärt, daß die Anlage der Skeletelemente nicht nur infolge einer intensiven Zellvermehrung im Bereiche der Anlagen selbst, sondern auch durch Zusammenziehen der Mesenchymzellen aus den benachbarten Teilen zustande kommt (was besonders deutlich im sehr lockeren Mesenchym bei *Amia* zu sehen ist). Schon zur Zeit der Anlage zeigen die einzelnen Glieder der Innenradien zuweilen einen gewissen Grad einer Selbständigkeit; dieses wird bei zeitlicher Differenz zwischen den Anlagen oft beobachtet (z. B. das proximale Glied bei *Mustelus*). In andern Fällen werden gleichmäßige prochondrale Stäbe ausgebildet, welche mit eintretender Verknorpelung aus zwei Centren zweigliedrig werden (*Amia*, *Lepidosteus*, die proximalen Glieder). Schließlich im dritten Falle bleiben diese Stäbe das ganze Leben lang ungegliedert (viele Teleostier). Das distale Glied wird immer später als die übrigen ausgebildet, durch selbständige Verknorpelung des den distalen Radienenden anliegenden skeletogenen Gewebes. Die Anlage der primären Vorknorpelstäbe kann bei verschiedenen Fischen in der Reihenfolge der Ausbildung einzelner Teile etwas differieren. Bei Selachiern (auch Chondrostei) erscheinen die örtlichen Mesenchymverdichtungen und darnach die Prochondralstäbe von Anfang an in der Mitte der skeletogenen Platte; die distalen und proximalen Teile derselben bleiben noch einige Zeit lang als Mesenchymstreifen unberührt (Fig. 2); dieses zeigt, daß am frühesten ein mittlerer Abschnitt des Innenradius angelegt wird und zu diesem dann noch Material vom distalen und proximalen Mesenchymstreifen, in welche die Enden der Anlage eingebettet sind, hinzugefügt wird; also wächst die Anlage durch Apposition axipetal auf Kosten des proximalen Streifens und axifugal auf Kosten des distalen. In andern Fällen kann die Anlage der Innenradien durch Mesenchymverdichtungen in den proximalsten Teilen der skeletogenen Platte beginnen; in diesem Falle hat die gesamte Skeletanlage die Form eines dichten und starken Mesenchymstreifens, aus welchem augenscheinlich proximalwärts (nur scheinbar!) die einzelnen Radien auswachsen (Fig. 20). Eine sorgfältige Beobachtung zeigt aber, daß dieses nur eine Modifikation des typischen Entwicklungsmodus vorstellt. Im proximalen Teile der skeletogenen Platte werden die Radienanlagen im Resultate einer Zusammenziehung der Zellen zu bestimmten Centra ausgebildet, und wird von einer Auflockerung des Gewebes in den Zwischenstrecken begleitet; die Anlage wird in proximo-distaler Richtung weiter entwickelt. Ich mache besonders auf die Tatsache aufmerksam, daß dieses ein Zuwachsen der Radienanlagen auf Kosten der skeletogenen Platte ist, wobei die Zellen dieser letzteren sich in intensiver Vermehrung befinden, also ein Appositionswachstum, und nicht ein Wachstum der Radien selbst. Dieser Unterschied ist wichtiger als es scheinen könnte; wir müssen die Ausbildungsrichtung jetzt als axifugal bezeichnen, hätten wir hier richtig ein Auswachsen der Radien aus der Platte, so müßten wir dieses Wachstum umgekehrt als axipetales auffassen.

Man kann auch einen Zusammenhang zwischen solcher »Ausbildung der Anlage«, wie man diese Prozesse nennen könnte, und der Höhe der phylogenetischen Entwicklung der einzelnen Skeletabschnitte nachweisen. Bei den Selachiern erscheint die Anlage am frühesten in der Mitte der skeletogenen Platte; dieser Teil der Anlage gibt dem mittleren Gliede des Innenradius seinen Ursprung; darnach wird mehr oder weniger selbständig das proximale Glied, auf Kosten des bisher noch unberührten Mesenchymstreifens, angelegt; zuletzt wird auf Kosten des distalen Streifens das distale Glied ausgebildet. Diesem entsprechend kann man auf die Tatsache verweisen, daß bei erwachsenen *Mustelus*, *Scyllium* und *Pristiurus*, welche mir als Untersuchungsobjekt dienten, am größten das mittlere Glied ist, etwas kleiner ist das proximale und das distale ist noch kleiner. Der Zusammenhang im Sinne MEHNERTS ist klar. Ebenso klar ist die Sache auch bei *Lepidosteus*, welcher am schärfsten von dem Entwicklungsmodus der Knorpelfische abweicht; am frühesten werden hier die proximalen Abschnitte der Radien und dann allmählich immer weiter distal liegende Teile angelegt; beim erwachsenen *Lepidosteus* ist das proximale Glied außerordentlich stark entwickelt, das mittlere Glied ist sehr klein, und das distale stellt nur ein ganz kleines Knorpelstückchen vor. Bei *Amia* ist die skeletogene Platte überhaupt schwach entwickelt. Bei *Salmo* ist ein andrer extremer Fall, der Entwicklungsmodus ist augenscheinlich derselbe wie bei *Lepidosteus*, nur ist die skeletogene Platte sehr schmal und ist aus sehr dichtem Mesenchym zusammengesetzt, was die Beobachtung erschwert. Wir können also mit Bestimmtheit sagen, daß man der Ausbildungsrichtung der Anlagen keine große phylogenetische Bedeutung zuschreiben kann: sie geht von der Mitte aus bei Formen mit stark entwickeltem mittleren Gliede (einige Selachier) und beginnt proximal bei Formen mit stark entwickeltem proximalen Gliede (Holostei, Teleostei). Wir haben gesehen, daß nicht die ganze skeletogene Platte mit der Ausbildung der eigentlichen Anlagen aufgebraucht wird, es bleiben immer noch Gewebestreifen übrig, welche die distalen und proximalen Enden der Radien, und zuweilen auch die Grenzen zwischen den einzelnen Gliedern untereinander verbinden; diese Streifen stellen Material fürs Appositionswachstum der Anlagen in die Länge her. Die Lage dieser Streifen zeigt, daß dieses Wachstum ganz gewiß gleichzeitig in beiden Richtungen, in axifugaler wie auch axipetaler, fortschreitet; die Wachstumsintensivität in der einen und der andern Richtung zu berechnen, ist sehr schwer; der distale Mesenchymstreifen ist gewöhnlich dichter, er enthält aber auch das zum Aufbau des distalen Gliedes vorausbestimmte Material; der proximale Streifen ist wohl viel schwächer, hier ist aber besonders deutlich die intensive Verteilung der Mesenchymzellen zwischen den Anlagen zu beobachten, das Mesenchym ist hier viel tätiger (vgl. *Amia*, Fig. 16). Man könnte vielleicht über die gemeinsame Wachstumsintensität (also mit dem Wachstum innerhalb der Anlagen selbst mitgerechnet) nach dem Resultate urteilen. Messungen könnten zeigen, ob die Mitte der Radien schneller als das umgebende Gewebe sich von der Chorda entfernt, oder langsamer; im ersten Falle wäre das Wachstum ein axifugales, im zweiten ein axipetales. Ich habe es versucht, solche Messungen bei *Amia* und *Lepidosteus* durchzuführen, bin aber auf viele Schwierigkeiten gestoßen; da ich keine Methode, deren Zuverlässigkeit außer Zweifel stände, finden konnte, so bringe ich hier auch die Resultate nicht vor; ich kann aber sagen, daß ich immer ein Überwiegen des axipetalen Wachstums als Resultat erhielt, und dabei besonders auf frühen Stadien ausgesprochen. Bei *Lepidosteus* konnte ich auf einigen Stadien nicht nur eine relative Annäherung zur Achse konstatieren, sondern sogar eine absolute; diese Tatsache ist außer Zweifel, wenn man ihr auch keinen besonders hohen Wert zuschreiben kann.

Wenn wir das Endresultat vor Augen behalten, so müssen wir anerkennen, daß ein axipetales Wachstum jedenfalls beinahe immer deutlich ausgesprochen ist; wir wissen, daß bei den Selachiern das Skelet der unpaaren Flossen oft mehr oder weniger eng dem Achsenskelet anliegt, immer aber embryonal in einer gewissen Entfernung vom letzteren angelegt wird.

Ich will aber noch einmal hervorheben, daß wenn diese Tatsachen auch eher zugunsten der Annahme einer unabhängigen Entstehung des Skelettes der unpaaren Flossen sprechen, so darf man doch nicht die Bedeutung derselben überschätzen: wir wissen, daß die Reihenfolge der Entwicklung einzelner Teile besonders oft und stark durch den Einfluß der Caenogenese (Heterochronie) umgeändert wird; es wäre ganz unzulässig, auf solchen Tatsachen eine Theorie zu begründen. Ganz anders steht die Sache mit der unabhängigen Anlage (ich meine hier natürlich nicht selbständige Verknorpelung, was ja eine Regel bei genetisch zusammengehörenden, aber später abgegliederten Skeletteilen ist, sondern das Hervortreten eines besonderen vom Achsengewebe mehr oder weniger unabhängigen Blastems, in welchem die Anlage der einzelnen Radien stattfindet); es ist sehr wichtig, daß diese Anlage auch in den Fällen deutlich gesondert ist, wenn das Skelet der ausgebildeten Form eng an das Achsenskelet anschließt. Diese Tatsachen müssen eine phylogenetische Bedeutung haben, und umso mehr, da sie allen Fischen (außer Dipnoi) gemein sind. Es ist klar, daß sie zugunsten der Annahme einer genetischen Unabhängigkeit des Skelettes der unpaaren Flossen sprechen. Die Theorie, welche dieses Skelet vom Achsenskelet herleitet, kann in der Entwicklungsgeschichte keine Stütze finden. Schließlich müssen wir noch bemerken, daß die Ähnlichkeit in der Embryonalentwicklung des Skelettes der unpaaren Flossen bei den Selachiern und Teleostomi auf eine volle Homologie der dasselbe zusammenstellenden Innenradien hinweist. Die Radien waren bei den Vorfahren der recenten Fische dreigliedrig, wie sie auch jetzt noch bei vielen Vertretern der Elasmobranchii und Teleostomi erhalten sind. Eine stärkere Ausbildung des mittleren Gliedes scheint ein primitiver Zustand zu sein, wie es die Verhältnisse bei vielen Selachiern und die Embryonalentwicklung bei *Acipenser* zeigen; beim letzteren kann man noch embryonal ein Überwiegen des mittleren Gliedes konstatieren, während beim erwachsenen Fisch das proximale Glied das größte ist. Letzteres ist schon ein Übergang zu den Holostei, bei welchen dieses Glied viel länger als das mittlere ist; aber auch bei *Amia*, und besonders *Lepidosteus* konnten wir embryonal Hinweise auf eine größere Bedeutung des mittleren Gliedes nachweisen. Das distale Glied, welches auch bei den Selachiern oft kleiner als die übrigen ist, wird in der Reihe Chondrostei—Holostei—Teleostei bis auf ein kleines kugelförmiges Knorpelstückchen reduziert. Die Ausbildung der Muskulatur bei allen untersuchten Fischen aus ähnlichen Muskelknospen beweist ebenfalls die Homologie der unpaaren Flossen. Die Zahl der Muskelknospen, bei allen Fischen je eine pro Myotom, wobei aus einer jeden Knospe sich ein primärer Muskel entwickelt, welcher in ganz bestimmten topographischen Beziehungen zu einem entsprechenden Innenradius steht (was natürlich nur durch die Funktion bedingt ist), zeigt, daß wir es mit einem segmental aufgebauten Organ zu tun haben, dessen Segmentation mit der Körpermetamerie übereinstimmt. Wenn beim erwachsenen Fische solche Übereinstimmung zwischen den Metameren der Flosse und den Körpermetameren auch nicht ausgesprochen ist, so müssen wir anerkennen, daß dieses ein Resultat sekundärer Verschiebungen — einer Konzentration der Flosse, welche gleichzeitig mit der Teilung der kontinuierlichen unpaaren Flosse in die einzelnen Flossen der recenten Fische eingetreten ist.

Es gelang uns nachzuweisen, daß die ziemlich komplizierte Muskulatur bei *Amia* als Resultat einer weiteren Differenzierung der bei den Knorpelfischen vorhandenen Muskulatur erscheint; es sind keine neuen Komponenten hinzugekommen. Embryonal kann man eine Spaltung des primären Musculus radialis in eine tiefe und eine superficiale Schicht nachweisen; dieses Stadium rekapituliert einen entsprechenden Vorgang in der Phylogenese, welcher bei den Selachiern im Gange und bei Chondrostei vollendet ist. Vom superficialen Muskel werden dann Randportionen abgetrennt, welche paarweise untereinander vereinigt einen Musculus depressor bilden; letzterer ist folglich eine dimere Bildung. Die mittlere Portion des superficialen Muskels gibt den Musculus inclinator; der tiefe Muskel geht unmittelbar in den Musculus erector über. Die große Übereinstimmung mit der Anordnung der Muskelanlagen bei den Teleostiern (nach Harrison) erlaubt eine Homologie der Muskeln mit denjenigen der *Amia* zu behaupten.

Wenn wir die Entwicklung des Skelettes der unpaaren Flossen der Fische mit den Angaben Schaffers (01) für *Petromyzon* vergleichen, so können wir sehr viel übereinstimmendes erkennen. Am frühesten tritt bei *Ammocoetes* ein Längsstreifen verdichteten Mesoderms auf (*Chondrodermis*); die proximalen Enden der Radien wachsen axipetal und stoßen bald auf den Achsenstrang; ihr weiteres Wachstum findet teilweise durch Apposition an den freien distalen Enden statt. Diese distalen Enden sind etwas verbreitert und »bleiben durch dichtere Züge in dorsoventraler Richtung abgeplatteter Zellen verbunden (Fig. 5 *ms*)«. Diese Chondrodermis löst sich schließlich von vorn nach hinten zu auf, »indem die Zellen zwischen den Enden zweier benachbarter Flossenstrahlen in das appositionelle Wachstum der letzteren einbezogen werden, wodurch diese Enden schließlich auch frei und unabhängig voneinander werden«. Aus diesen Zitaten, ebenso wie auch aus den Abbildungen Schaffers (Taf. VII, Fig. 2, 3, 5 *ms*), kann man ersehen, daß im allgemeinen der Entwicklungsprozeß derselbe wie auch bei den Fischen ist, und daß wir in der vom Achsenstrang unabhängigen Chondrodermis ein Homologon der skeletogenen Platte der Fische vor uns haben. Die Ausbildung der Radienanlagen knüpft eng an den von mir für *Lepidosteus* angegebenen Entwicklungsmodus. Auch hier schreitet sie in proximo-distaler Richtung fort; das Mesenchym wird immerzu in den proximalen Teilen der Chondrodermis bei dem appositionellen Wachstum der Radienenden aufgebraucht (also ebenso ein Zusammenziehen der Zellen zu den Anlagen hin), indem distal die in intensiver Vermehrung begriffenen Zellen die Chondrodermis immer weiter distalwärts fortschieben. Dieses Wachstum ist also richtig ein axifugales, wie das besonders Braus (04, *a*) hervorhebt, aber auch ein axipetales Wachstum ist vorhanden, wie es von Schaffer ganz bestimmt angegeben wird.

Aus der Ähnlichkeit in der Embryonalentwicklung kann man auch auf eine Homologie des Skelettes der unpaaren Flossen von *Petromyzon* und den Fischen schließen. Wenn man aber auch eine gemeinsame Entstehung des Skelettes bei diesen Formen annehmen kann, so darf man doch nicht sehr große Unterschiede verschweigen. Der wichtigste dieser Unterschiede ist die Beziehung der Flossensegmentation zu der Körpermetamerie; bei *Petromyzon* ist die Radienzahl drei bis vier pro Metamer, wobei diese Zahl etwas variieren kann. Es scheinen bei den Cyclostomata noch keine bestimmten Beziehungen der unpaaren Flossen zu der Körpermetamerie festgestellt zu sein. Bei *Bdellostoma* entspricht die Zahl der Radien ungefähr der Zahl der Körpermetameren (nur ein wenig höher, besonders in der Schwanzflosse, Ayers und Jackson 01). Man kann wohl annehmen, daß die Radienzahl bei *Petromyzon* sekundär vermehrt ist; eine fortschreitende Teilung könnte in der Dichotomierung der Radien gesehen werden; so eine Annahme erscheint mir aber weniger wahrscheinlich zu sein.

Sehr wichtig ist die Tatsache, daß die ganze Flosse (die Schwanzflosse nicht ausgeschlossen) bei den Cyclostomata nach einem gemeinsamen Bauplane zusammengesetzt ist und daß sie embryonal als ein kontinuierliches Ganzes ausgebildet wird. Obwohl bei den erwachsenen Neunaugen im Bereiche des Schwanzes das Flossenskelet mit dem Achsenskelet vereinigt ist, zeigt die Ontogenese, daß dieser Zusammenhang sekundär zustande kommt: das Skelet der ganzen Flosse entsteht unabhängig vom Achsenskelet. Das Skelet der Schwanzflosse der Cyclostomata ist demjenigen der übrigen Flossen homodynam; dieses ist ein sehr wichtiges primitives Merkmal, welches die Cyclostomata von allen recenten Fischen (außer Dipnoi) unterscheidet.

Schließlich noch ein Merkmal ist für diese Formen charakteristisch: die ungegliederten Strahlen; auch in diesen müssen wir einen Hinweis auf eine sehr primitive Organisation ersehen.

Bei den Fischen haben wir sehr beträchtliche Unterschiede zwischen der Entwicklung des Skelettes der Schwanzflosse und der übrigen unpaaren Flossen konstatiert.

In der epichordalen Caudalis der Selachier sind diese Unterschiede nicht wesentlich, sie bestehen nur in einer verzögerten Entwicklung und Abwesenheit einer Gliederung. Letzteres könnte man vielleicht auch für ein primitives Merkmal halten, ich kann diesem aber nicht beistimmen (im zweiten Teile dieser Arbeit werden wir noch Spuren einer ehemaligen Gliederung bei besonders primitiven Formen wie *Heptanchus*, *Chlamydoselachus* kennen lernen). Wahrscheinlich steht dieses, wie auch die langsame Entwicklung des Skelettes mit dem reduzierten Zustande dieses Abschnittes der Flosse im Zusammenhange. Bei Formen mit stark ausgesprochener Heterocercie, wie *Heptanchus*, *Carcharias*, *Zygaena*, besitzt der größte Teil der epichordalen Caudalis auch keinen echten Hautlappen welchen man als »Flosse« bezeichnen könnte. Bei den Chondrostei ist eine entsprechende Flosse gar nicht vorhanden (nur *Fulcra*), das Innenskelet ist aber noch erhalten. Bei *Amia* ist das epichordale Skelet schon beträchtlich verändert, hier werden auf verhältnismäßig späten Stadien nur vier freie Strahlen angelegt, welche die letzten Rudimente des primären unabhängigen Skelettes der epichordalen Caudalis vorstellen; dessen Homologie unterliegt keinem Zweifel; ebenso steht es außer Zweifel, daß alle übrigen Skeletteile in diesem Abschnitte ausschließlich dem Achsenskelet zugehören, es ist eine Reihe echter Dornfortsätze, welche durch Verschmelzung der Neuralbögen über dem Medullarrohr zustande kommen. Bei *Lepidosteus* sind auch nicht einmal Rudimente vom primären selbständigen Skelet erhalten geblieben, es sind nur zum Achsenskelet gehörige Teile vorhanden. Schließlich wird auch bei den Teleostiern die epichordale Caudalis ausschließlich durch richtige Dornfortsätze gestützt, deren caudalste mit einer Reduktion der entsprechenden Neuralbögen eine Selbständigkeit bekommen können (»falsche Dornen«). Was die eigne Muskulatur betrifft, so ist solche bei den meisten Fischen, wie auch bei den Cyclostomata in dieser Flosse gar nicht vorhanden, nur bei den Teleostiern werden hier sekundär aus den Myotomen Muskeln ausgebildet, welche eine große Ähnlichkeit mit den Muskeln der hypochordalen Caudalis erwerben können.

In der Reihe der Formen, welche von den Knorpelfischen über *Amia* und *Lepidosteus* zu den Teleostiern führen, kann man eine allmähliche Reduktion des primären unabhängigen Skelettes der epichordalen Caudalis und eine völlige Ersetzung desselben durch ein sekundäres vom Achsenskelet (als ein Verschmelzungsprodukt der Enden der Neuralbögen) stammendes, erkennen.

In dem hypochordalen Abschnitte der Schwanzflosse bestehen in der Skeletentwicklung schon bei den Selachiern sehr große Unterschiede im Vergleich mit den übrigen Flossen. Wenn man auf frühen Stadien auch eine mehr oder weniger selbständige skeletogene Platte unterscheiden kann (*Pristiurus*, Fig. 4), so rückt sie bald zum Achsenskelet, und wenn sie auch auf späteren Stadien gut ausgebildet ist, so ist sie nicht mehr vom Achsenmesoderm begrenzt. Also kann auch letzteres als Bestandteil in der Platte eingeschlossen sein; größtenteils, besonders im vorderen Teile der Flosse wird sie aber aus genetisch unabhängigem Material aufgebaut sein. Während der fortschreitenden Ausbildung der Radienanlagen (der unteren Dornen hinten, und der selbständigen Radien vorne) wird das Mesenchym in dieselben einbezogen (es wird lockerer) und der skeletogene Streifen, in welchem die Radienanlagen mit ihren distalen Enden eingebettet sind, rückt immer weiter von der Achse fort; dieses zeigt, daß die Mesenchymplatte richtig durch ein Appositionswachstum der Radien aufgebraucht wird. Im hinteren Teile der Flosse ist die skeletogene Platte sehr schwach ausgebildet und die Innenradien werden hauptsächlich vom Achsenskelet ausgebildet; demgemäß können sie als richtige Dornfortsätze bezeichnet werden. In einer mittleren Region werden die Innenradien scheinbar gleichzeitig vom Achsenskelet aus und auf Kosten eines von der skeletogenen Platte stammenden Materials aufgebaut; diese Radien stellen also Gebilde doppelter Natur vor. Im vorderen Teile der Schwanzflosse wird eine beträchtliche Anzahl von Radien selbständig innerhalb der skeletogenen Platte angelegt und wächst darnach an das Achsenskelet an. Schließlich behalten einige vordere Radien (*Mustelus*, *Scyllium*) ihre Selbständigkeit das ganze Leben lang (bei besonders primitiven Haien wie *Heptanchus* und *Chlamydoselachus* ist die Zahl der zeitlebens selbständigen Strahlen beträchtlich höher — 15—16). Bei stärker spezialisierten Formen, wie Spinacidae unter den Haien und wahrscheinlich alle Rochen, haben auch die cranialsten Radien ihre Selbständigkeit spurlos verloren, so daß sie sogar embryonal als unmittelbare Fortsetzung der unteren Dornen als ein kontinuierliches Ganzes angelegt werden. Die Zahl der unabhängigen Radien kann während der Anlage etwas höher als die Zahl der Dornfortsätze sein (wie es auch gewöhnlich in den »konzentrierten« Flossen der recenten Fische beobachtet wird) (Fig. 8), durch Verschmelzungen aber (Fig. 9, 10) wird sie genau an das Achsenskelet angepaßt, so daß bei erwachsenen Formen immer einem unteren Bogenpaare nur ein Dornfortsatz entspricht, welcher aus ein bis zwei Radien des primären Skelettes entstanden ist.

Bei den Vorfahren der Elasmobranchii war in der hypochordalen Caudalis eine Reihe unabhängiger Innenradien vorhanden (wie jetzt bei *Ammocoetes*), welche den Radien der übrigen Flossen allgemein homolog sind. Dieses Skelet suchte, bei progressiver Entwicklung des ventralen Flossenlappens, welche zur Ausbildung der Heterocercie des Schwanzes führte, eine stärkere Stütze zur erfolgreichen Ausführung der wichtigen Locomotorfunktion dieser Flosse; es wurde an das Achsenskelet befestigt, dabei wurde seine Segmentation an die Achsenmetamerie angepaßt (was für die Biegsamkeit dieses Abschnittes wichtig war) und schließlich kam es zu einer vollen Verschmelzung dieser primären Radien mit den unteren Bögen. Die mit dem Achsenskelet vereinigten Innenradien haben jetzt das Aussehen unterer Dornfortsätze und werden erst noch selbständig angelegt; später verlieren sie die selbständige Anlage, werden aber zum Teil noch auf Kosten eines dem primären unabhängigen Skelet genetisch zugehörigen Zellenmaterials aufgebaut; allmählich wird das primäre Skelet völlig durch das Achsenskelet assimiliert, die Innenradien werden zu richtigen Dornfortsätzen. Bei den Selachiern ist dieser Assimilierungsprozeß noch nicht so weit fortgeschritten; alle erwähnten Vorgänge schritten nämlich caudo-cranialwärts fort und dieses gibt uns die Möglichkeit alle Etappen derselben sogar an einer Form zu verfolgen. Nur die letzten Radien können wir als richtige, völlig zum Achsenskelet gehörende Dornfortsätze deuten; je weiter wir nach vorne gehen, desto größeren Anteil bekommen beim Aufbau der Radien Elemente des primären Skelettes; die allervordersten Radien können sogar lebenslang ihre primäre Selbständigkeit behalten.

Gleichzeitig mit der progressiven Entwicklung des ventralen Flossenlappens bei den Vorfahren der Selachier wurde auch eine entsprechende Muskulatur ausgebildet; diese Muskulatur ist eine spätere Erwerbung als die Muskulatur der übrigen Flossen (bei *Cyclostomata* ist sie noch nicht vorhanden, auch bei *Holocephala*, ob primär lasse ich unentschieden), und wird nicht in Form von Muskelknospen, sondern durch Mesenchymzellenproliferation von den Myotomenden produziert.

Die Assimilierung des primären Skelettes durch das Achsenskelet ist noch weiter bei Chondrostei fortgeschritten, bei welchen möglicherweise nur wenige Spuren des primären Skelettes erhalten geblieben sind. Bei den Holostei und Teleostei sind in der hypochordalen Caudalis nur richtige Dornfortsätze vorhanden, es sind keine Spuren des primären Skelettes mehr nachweisbar; die Hypuralia stellen echte Dornen vor, deren untere Bögen reduziert sind. Daß diese Verhältnisse allmählich aus den bei Selachiern vorhandenen entwickelt sind, wird auch durch die Anerkennung einer Homologie zwischen der Muskulatur aller dieser Formen gestützt; dieselbe wird niemals in Form von Muskelknospen angelegt und erscheint auf frühesten Stadien als eine Mesenchymverdichtung, welche bei Selachiern einem einschichtigen Muskel ihren Ursprung gibt; bei *Amia* treten schon weitere Differenzierungen ein und es wird noch eine neue Muskulatur von den Myotomen abgegliedert; bei den Teleostiern wird ein kompliziertes Muskelsystem ausgebildet, von welcher ein Teil der Muskulatur der niederen Fische homolog ist, und ein andrer Teil zur sekundären von den Myotomen neu abgegliederten Muskulatur gehört.

Wir haben also gesehen, daß auch in der hypochordalen Abteilung der Schwanzflosse das primäre unabhängige Skelet allmählich durch Teile des Achsenskelettes ersetzt wird, wenn auch in andrer Weise als in der epichordalen Abteilung; in der letzteren haben wir eine allmähliche durch Funktionsverlust bedingte Reduktion bis zum völligen Schwunde des primären Skelettes nachgewiesen, wonach bei wieder steigender Funktion Teile des Achsenskelettes sie übernehmen; in der hypochordalen Caudalis findet infolge stark steigender Funktion das primäre Skelet an der Wirbelsäule eine Stütze, wächst an die unteren Bögen an, verliert spurlos seine Selbständigkeit und wird völlig durch die Dornfortsätze assimiliert.

Ich habe in diesem Teile die Verhältnisse in der Dipnoerflosse verschwiegen. Es ist bekannt, daß das Skelet derselben gegliederten Dornfortsätzen sehr ähnlich ist. In der Tat haben die Beobachtungen (KERR 09) gezeigt, daß dasselbe auch im Kontinuum mit dem Achsenskelet ausgebildet wird. Steht dieses nicht im Widerspruch mit der hier durchgeführten Auffassung? In keinem Falle: das Skelet der Dipnoerflosse ist dem Skelet der Schwanzflosse höherer Teleostomi allgemein homolog; das primäre Skelet ist auch hier durch Dornfortsätze ersetzt worden; ebenfalls ist auch die Muskulatur der Dipnoerflosse nicht der Muskulatur der Dorsalis und Analis der übrigen Fische homolog, sie kann nur mit der Schwanzmuskulatur verglichen werden. An dieser Stelle spreche ich dieses nur als Vermutung aus, eine Begründung derselben folgt im zweiten Teile dieser Arbeit.

Kiew, im November 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeingültige Bezeichnungen:

C, Cutis;
Ch, Chorda;
D, Dornfortsatz;
depr, Musculus depressor;
d.M, distaler Muskel (flexor);
d.M.st, distaler myogener Streifen;
d. St, distaler skeletogener Mesenchymstreifen;
dist, distales Radienglied;
Ek, Ectoderm;
err, Musculus erector;
fl.d, Musculus flexor dorsalis;
fl.d.sup, Musc. flexor dorsalis superior;
fl.v, Musculus flexor ventralis;
fl.v.inf, Musc. flexor ventralis inferior;
Gn, Spinalganglion;
hyp, Hypuralknorpel;
incl, Musculus inclinator;
i.car, Musculus infracarinalis;
K.a, Caudalarterie;
K.v, Caudalvene;
L.M, hypochordaler Längsmuskel;
M, Medullarrohr;
m, mittleres Radienglied;
M.bd, Muskelbündel;
M.kl, Muskelklümpchen;
M.kn, Muskelknospe;
M.st, Myogener Mesenchymstreifen;
M.itrr, Musculi interradiales;
M.pr, Musculus radialis profundus;
M.rad, Musculus radialis;
M.sup, Musculus radialis superficialis;
N, Nerv;
O.B, Obere Bogen;
pr, proximales Radienglied;
pr.M, proximaler Schwanzmuskel;
pr.M.st, proximaler myogener Streifen;
pr. St, proximaler skeletogener Mesenchymstreifen;
R, Radius;
s.car, Musculus supracarinalis;
S, Hautstrahl.

Tafel XV.

Fig. 1. *Pristiurus melanostomus* etwa 19 mm lang. Medianer Sagittalschnitt durch die zweite Dorsalis. *Sk.Pl*, skeletogene Platte; *Ek*, Ectodermfalte schräg angeschnitten.

Fig. 2. *Mustelus laevis* 28 mm lang. Medianer Sagittalschnitt durch die zweite Dorsalis. *R*, Innenradienanlagen; *d. St*, distaler Mesenchymstreifen; *pr. St*, proximaler Mesenchymstreifen.

Fig. 3. *Mustelus laevis* 30 mm lang. Medianer Sagittalschnitt durch die zweite Dorsalis. *m*, mittleres Radienglied, *pr*, proximales Glied; *d. St*, und *pr. St* distaler und proximaler Mesenchymstreifen.

Fig. 4. *Pristiurus melanostomus* etwa 22 mm lang. Zwei mediane Sagittalschnitte durch die hypochordale Caudalis kombiniert. *Sk.Pl*, skeletogene Mesenchymplatte.

Fig. 5. *Mustelus laevis* etwa 30 mm lang. Skeletanlage der hypochordalen Caudalis nach Sagittalschnitten rekonstruiert. *Sk.Pl*, skeletogene Platte; *d. St*, distale Mesenchymstreifen in welchem die Enden der Radien eingebettet sind.

Fig. 6. *Mustelus laevis* 34 mm lang. Skelet der hypochordalen Caudalis rekonstruiert. *a*, *b*, mit dem Achsenskelet verschmelzende Radien; *c*, *d*, selbständige knorpelige Radien; *e*, selbständige prochondrale Anlage.

Fig. 7. *Mustelus laevis* 70 mm lang. Vorderer Teil des Skelettes der hypochordalen Caudalis nach Sagittalschnitten rekonstruiert. *k—q*, freie Radien; *Sp*, untereinander vereinigte untere Bögen.

Fig. 8. *Scyllium canicula* 41 mm lang. Rekonstruktion eines vorderen Teiles der hypochordalen Caudalis. *a*, *b*, an das Achsenskelet anwachsende Radien; *c—e*, freie Radien.

Fig. 9. *Scyllium canicula* 60 mm. Vorderer Teil der hypochordalen Caudalis rekonstruiert. *k—o*, freie Radien.

Fig. 10. *Scyllium canicula* 80 mm. Vordere Teil der Caudalis, Totalpräparat. *o—s*, freie Radien; *n*, angewachsener doppelter Radius.

Fig. 11. *Acipenser ruthenus* etwa 11 mm lang. Skelet der Schwanzflosse rekonstruiert. *U.B*, untere Bögen; *hyp*, Hypuralknorpel.

Fig. 12. *Acipenser ruthenus* etwa 60 mm lang. Skelet des vorderen Teiles der Schwanzflosse. *hyp*, erste Hypuralknorpel; *sp*, letzter Dornfortsatz; *R'*, Rudimente freier Radien (?).

Fig. 13. *Acipenser ruthenus* etwa 60 mm lang. Ein Stück der Wirbelsäule mit den »Dornfortsätzen« und ein Stück des Skelettes der Rückenflosse. *D*, Dornfortsätze; *R*, Radien.

Fig. 14. *Amia calva* 14 mm lang. Medianer Sagittalschnitt durch den hinteren Teil der Analis.

Fig. 15. *Amia calva* 16 mm. Medianer Schnitt durch den hinteren Teil der Dorsalis. *R*, Radienanlagen.

Fig. 16. *Amia calva* 19 mm lang. Medianer Schnitt durch die proximalen Enden dreier Radien der Analis. *m* und *pr*, mediale und proximale Glieder der Radien. *pr. St*, proximaler Strom mesenchymatöser Zellen.

Tafel XVI.

Fig. 17. *Amia calva* 21 mm lang. Skelet der Analis nach Sagittalschnitten rekonstruiert. *dist.*, *m*, *pr*, distales (Mesenchymhütchen), mittleres und proximales Radienglied.

Fig. 18. *Amia calva* 26 mm. Skelet der Analis nach Sagittalschnitten rekonstruiert.

Fig. 19. *Amia calva* 16 mm lang. Skelet der Schwanzflosse rekonstruiert. *hyp*, erste Hypuralknorpel; *sp*, letzter Dornfortsatz; *R*, Radien der Rückenflosse.

Fig. 20. *Lepidosteus osseus* 16 mm lang. Medianer Sagittalschnitt durch die Analis. *d. St*, skeletogener Mesenchymstreifen; *R*, Radienanlagen.

Fig. 21. *Lepidosteus osseus* 26 mm lang. Medianer Schnitt durch die Dorsalis. *d. St*, *m. St*, *pr. St*, distaler, mittlerer und proximaler Mesenchymstrom; *m*, *pr*, mittleres und proximales Radienglied.

Fig. 22. *Lepidosteus osseus* 26 mm lang. Skelet der Analis rekonstruiert.

Fig. 23. *Lepidosteus osseus* 21 mm lang. Nach Sagittalschnitten rekonstruierte Dorsalis. *M.kn*, Umriß der Muskelknospen.

Fig. 24. *Salmo fario* 15 mm lang. Medianer Sagittalschnitt durch einen Teil der Analis. *d. St*, *pr. St*, distaler und proximaler skeletogener Mesenchymstreifen; *R*, Innenradien.

Fig. 25. *Salmo fario* etwa 17 mm lang. Skelet der Schwanzflosse rekonstruiert. *sp*, letzter unterer Dornfortsatz; *hyp*, Hypuralknorpel mit dem angewachsenen Dornenrudiment (x); OB, OB_1, Rudimente oberer Bögen; $a.D$, $a.D_1$, abgelöste Neuraldornen.

Fig. 26. *Pristiurus melanostomus* etwa 21 mm lang. Muskelanlagen in der Analis nach Sagittalschnitten reconstruiert. *M.kl*, Muskelklümpchen.

Fig. 27. *Mustelus laevis* 23 mm lang. Muskelanlagen der Analis rekonstruiert.

Fig. 28. *Mustelus laevis* 26 mm lang. Sagittalschnitt durch die Analis.

Fig. 29. Ebensolch ein Schnitt. *M.kn*, Muskelknospe.

Fig. 30. *Mustelus laevis* 28 mm lang. Sagittalschnitt durch die Analis. *M.kn*, Muskelknospen.

Fig. 31. *Mustelus laevis* 30 mm lang. Einige Muskelknospen der Analis bei Umbildung in Musculi radiales getroffen.

Fig. 33. *Mustelus laevis* 28 mm lang. Hypochordale Caudalis; drei Sagittalschnitte kombiniert. *M.st*, myogener Mesenchymstreifen.

Fig. 34. *Mustelus laevis* 34 mm lang. Vier Sagittalschnitte durch die hypochordale Caudalis kombiniert. *M.bd*, Muskelbündel.

Tafel XVII.

Fig. 35. *Amia calva* 9 mm lang. Muskelknospen der Analis rekonstruiert.

Fig. 36. *Amia calva* 11 mm lang. Muskelknospen der Analis rekonstruiert.

Fig. 37. *Amia calva* 14 mm lang. Eben abgelöste Muskelknospen der Dorsalis.

Fig. 38. *Amia calva* 16 mm lang. Muskelanlagen der Dorsalis (hinterer Teil) nach Sagittalschnitten rekonstruiert. *M.kn*, Muskelknospen; *M.rad*, Musculi radiales; *R*, Innenradienanlagen.

Fig. 39. *Amia calva* 15 mm lang. Querschnitt in der hinteren Rumpfregion. Das proximale Ende der Muskelanlage beginnt sich in zwei Schichten zu spalten. *M.pr*, tiefe Muskelanlage; *M.sup*, oberflächliche Muskelanlage.

Fig. 40. *Amia calva* 19 mm lang. Skelet und Muskulatur des hinteren Teiles der Dorsalis nach Sagittalschnitten rekonstruiert; von innen gesehen. *M.pr*, tiefe Muskelanlage; *M.sup*, oberflächliche Muskelanlage.

Fig. 41. *Amia calva* 21 mm lang. Ebenso eine Rekonstruktion, von außen gesehen.

Fig. 42. *Amia calva* 26 mm lang. Skelet (im Umriß) und Muskulatur des hinteren Teiles der Dorsalis rekonstruiert; von innen gesehen. *err*, M. erector (= tiefe Muskel); *depr*, Musc. depressor (= Randpartien des superficialen Muskels); *incl*, Musc. inclinator (= mittlere Portion des superficalen Muskels); *depr''*, schon vereinigtes proximales Ende der Randportionen.

Fig. 43. *Amia calva* 26 mm lang. Skelet (im Umriß) und Muskulatur der Analis rekonstruiert. *depr*, Musculi depressores.

Fig. 44. *Amia calva* 15 mm lang. Frontalschnitt durch die Analis in der Höhe der Mitte der Anlagen. *Sp*, Spalt zwischen tiefer und oberflächlicher Schicht.

Fig. 45. *Amia calva* 18 mm lang. Frontalschnitt durch den hinteren Teil der Dorsalis. Vorn (links) proximal, hinten (rechts) weiter distal geschnitten.

Fig. 46. *Amia calva* 26 mm lang. Frontalschnitt durch den hinteren Teil der Dorsalis. Proximal (links) die M. depressores abgelöst (*depr*), distal (rechts) noch mit dem übrigen Teile des superficialen Muskels zusammenhängend (*depr'*).

Fig. 47. *Amia calva* 26 mm lang. Frontalschnitt durch die Analis (hinten). Proximal (links) die M. depressores schon vereinigt (*depr''*).

Fig. 48. *Lepidosteus osseus* 13 mm lang. Muskelanlagen nach Sagittalschnitten rekonstruiert. *M.kn*, Muskelknospen; *A.kn*, abortive Muskelknospen (dorsal).

Fig. 49. *Lepidosteus osseus* 16 mm lang. Sagittalschnitt durch die Dorsalis. Die Muskelknospen enthalten distal noch ein kleines Lumen, proximal werden schon Musculi radiales ausgebildet.

Fig. 50. *Lepidosteus osseus* 21 mm lang. Muskelanlagen in der Analis rekonstruiert.

Tafel XVIII.

Fig. 51. *Amia calva* 16 mm lang. Skelet und Muskulatur der Schwanzflosse rekonstruiert. *hyp*, erster Hypuralknorpel; *sp*. letzter echter Dornfortsatz; *d.M.st*, distale Muskelanlage; *pr.M.st*, proximale Muskelanlage; *L.M*, Anlage des hypochordalen Längsmuskels.

Fig. 52. *Amia calva* 19 mm lang. Skelet und Muskulatur der Schwanzflosse rekonstruiert. *d.M*, distaler Muskel (Flexor ventralis); *pr.M*, proximaler Muskel.

Fig. 53. *Amia calva* 26 mm lang. Skelet und Muskulatur des hinteren Teiles der Schwanzflosse rekonstruiert. *R*, R_1, freie Radienanlagen; *M.itrr*, Musculi interradiales (als Differenzierungen des Flexor).

Fig. 54. *Lepidosteus osseus* 21 mm lang. Skelet und Muskulatur der Schwanzflosse rekonstruiert.

Fig. 55. *Amiurus nebulosus*. Skelet und Muskulatur der Schwanzflosse rekonstruiert.

Fig. 56. *Amia calva* 50 mm lang. Skelet und Muskulatur der Schwanzflosse nach Sagittalschnitten rekonstruiert. R—R_3, freie Radien der epichordalen Caudalis. *M.itrr*, Musculi interradiales.

Fig. 57. *Salmo fario* 13,5 mm lang. Skelet und Muskulatur der Schwanzflosse rekonstruiert. *hyp*, erster Hypuralknorpel; *sp*, letzter Dornfortsatz; *d.M.st*, distaler myogener Mesenchymstreifen; *pr.M.st*, proximaler myogener Streifen; *L.M*, Anlage des Längsmuskels.

Fig. 58. *Salmo fario* etwa 16 mm lang. *x*, an den ersten Hypuralknorpel anwachsendes Rudiment eines Dornfortsatzes; *fl.d*, Anlage eines sekundären Musculus flexor dorsalis.

Fig. 59. *Salmo fario* etwa 17 mm lang. *M.itrr*, Anlage der Musculi interradiales.

Fig. 60. *Salmo fario* etwas über 19 mm lang. *pr.M*, proximaler Muskel; *fl.d.sup* und *fl.v.inf*, sekundäre oberflächliche Musculi flexores dorsalis superior und ventralis inferior; *s.car* und *i.car*, Musculi supra- und infracarinalis; *a.D*, $a.D_1$, abgelöste Dornen.

Über den Thorax von Gryllus domesticus.

(Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels.)

Fünfter Teil[1].

Die nachembryonale Metamorphose im ersten Stadium.

(Eine Untersuchung über die Morphologie und Kinematik der Insektenorganisation in ihrem biologischen Zusammenhange.)

Von

Dr. **Friedrich Voss,**

Privatdozent und Assistent am zoologisch-zootomischen Institut der Universität Göttingen.

Mit 36 Textfiguren und Tafel XIX—XXVIII.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Vorbemerkungen zum Thema 591
A. Allgemeines.
  a. Einführung in das Thema 597
  b. Historisches 599
  c. Technisches 600
  d. Methodisches und Grundsätzliches 600
 1. Bemerkungen über die Form der Darstellung.
   aa. Angaben über den Text der Darstellung 600
   bb. Angaben über die Benennung und Auffassung der Muskeln. 601
     Nomenklatur (Grundsätzliches).
     Einteilung der Muskeln 602
     Vergleich der Muskeln. 604
     Verlauf der Muskeln 605
   cc. Angaben über Tabellen und über die bildliche Darstellung . 606
 2. Bemerkungen über die Art und die Behandlung des Stoffes.
   aa. Das untersuchte Material 608
   bb. Die Untersuchung des Skelettes 617
   cc. Die Untersuchung der Muskulatur
     Allgemeines (Verfahren). 617
     Form und Beschaffenheit der Muskeln 619
     Über Größenverhältnisse und Maße bei Muskeln . . 620
  e. Einteilung des Stoffes 621

---

[1] Vgl. im LXXVIII. Bde. dieser Zeitschr. und Anm. 1 im CI. Bde.

Seite
B. Spezielles.
I. Einleitung. (Allgemeine Übersicht über das Untersuchungsobjekt) 622
II. Das Skelet. (Als Vorbemerkung zur Muskulatur) 630
III. Die Muskulatur
A. Allgemeine Übersicht über die Muskulatur 636
B. Das Abdomen.
a. Einzelbeschreibung der Muskeln 643
Das vierte und dritte Abdominalsegment.
Längsmuskeln 643
ventrale Längsmuskeln
dorsale Längsmuskeln
Transversalmuskel, Quermuskel 646
Die Dorsoventralmuskulatur 646
(mittlere mediale innere echte Dorsoventralmuskeln)
Die Seitenmuskulatur, Flankenmuskulatur, Pleuralmuskulatur 651
Dorsoventrale Seitenmuskeln.
Unterbrochene sternalpleurale und tergalpleurale Seitenmuskeln. (Atemmuskeln im engeren Sinne)
Stigmenmuskel 661
Das zweite Abdominalsegment 662
(mit gleicher Einteilung)
Das erste Abdominalsegment 672
(mit gleicher Einteilung)
b. Topographisch-quantitative, statistische Übersicht . 688
c. Morphologische Betrachtung der Abdominalsegmente.
Die ventrale Längsmuskulatur 692
Die dorsale Längsmuskulatur 692
Die Transversalmuskulatur, der Quermuskel 693
Die mediale Dorsoventralmuskulatur 694
(nebst Anmerkungen über die segmentalen abdominalen Oenocytengruppen)
Die Seitenmuskulatur, Flankenmuskulatur, Pleuralmuskulatur 696
Dorsoventrale Seitenmuskeln
Unterbrochene Seitenmuskeln
Stigmenmuskel 701
Zusammenfassendes über die Natur des Parasternum 702
d. Zusammenfassung der Ergebnisse über die abdominale Muskulatur.
Bestätigung und Ergänzung der für die Imago festgestellten Tatsachen durch die Nachuntersuchung in der Imago 702
Vergleich des ersten Stadiums mit der Imago. 703
1. Nach Maßgabe der Änderungen im Skelet 704
2. Unterschiede gemäß der Änderungen in den relativen Stärkeverhältnissen der Muskeln 704
3. Änderungen, die nach Fortfall der medialen echten Dorsoventralmuskulatur eintreten 705
Ergebnisse allgemeiner Natur, die aus den im ersten Stadium beobachteten Verhältnissen hervorgehen 706

Seite
Bemerkungen über das spezielle Verhalten einiger Muskeln . . 707
C. Der Metathorax.
a. Einzelbeschreibung der Muskeln.
Die Längsmuskulatur 707
Die ventrale Längsmuskulatur
Die dorsale Längsmuskulatur.
Die Dorsoventralmuskulatur 716
(Mittlere mediale innere echte Dorsoventralmuskeln)
Intersegmentale Muskeln.
Segmentale Muskeln.
Die Seitenmuskulatur, Pleuralmuskulatur 720
Dorsoventrale Seitenmuskeln.
Unterbrochene sternalpleurale und tergalpleurale Seitenmuskeln.
Die sternale Muskulatur 734
b. Topographisch-quantitative statistische Übersicht im Metathorax 737
c. Morphologische Betrachtung des Metathorax
Die ventrale Längsmuskulatur 739
Die dorsale Längsmuskulatur 740
Die mediale Dorsoventralmuskulatur 743
Die Pleuralmuskulatur 752
Dorsoventrale Seitenmuskeln (mit Spezialdisposition) . . . 753
Unterbrochene Seitenmuskeln mit Bemerkungen über die Metamorphose der Insekten 803
Vergleich der gesamten Seitenmuskulatur des Thorax mit der im Abdomen 813
Die sternale Muskulatur 814
(Über die Fortsetzung der Disposition vgl. S. 597 u. Bd. CI S. 445.)

Vorbemerkungen zum Thema.

Vorliegende Abhandlung ist das Ergebnis einer über 3jährigen, leider mit verschiedenen Unterbrechungen durchgeführten Untersuchung des ersten Entwicklungsstadiums der Hausgrille, *Gryllus domesticus,* hinsichtlich der Muskulatur.

Sie ist die Fortsetzung meiner früheren Arbeiten »Über den Thorax von *Gryllus domesticus* mit besonderer Berücksichtigung des Flügels und dessen Bewegung« im Imaginalstadium. Die damalige Absicht, eine entwicklungsgeschichtliche Darstellung des Flügels in seinem Verhalten während der nachembryonalen Metamorphose zu erreichen, war aus der allgemein angenommenen Ansicht entstanden, daß der Flügel bei den hemimetabolen Insekten nachembryonal entstehe und daß die Larvenzustände dieser Insekten durch caenogenetische Einflüsse nicht beeinträchtigte, nicht umgestaltete Formen eines dem primär flügellosen Verhalten angenäherten Zustandes seien. Es war erwartet worden, daß sie daher durch das nachembryonale Auftreten der Flügel bzw. der Flügelanlage sicheren Aufschluß geben würden über die morphologische Stellung des Flügels und über dessen kinematische Beziehungen.

Die damals angestellten Untersuchungen blieben jedoch bereits bei dem Imaginalstadium stehen (vgl. 1904, S. 269), einmal weil die Grundlage der Untersuchung sich unerwarteter Weise erweiterte, sodann weil bereits die Untersuchung der Imago Gelegenheit bot, mit Erfolg an eine Reihe morphologischer Fragen heranzutreten, schließlich dadurch, daß infolge der vielseitigen Zusammenhänge in der Richtung auf allgemeine und spezielle Fragen, speziell nach der Mechanik der Flugorgane — im III. Teil — ferner nach der Morphologie und der Kinematik des Insektenkörpers überhaupt die ganze Untersuchung zu allgemeinen Fragen über den Bewegungsapparat und die beteiligten Organsysteme der Insekten in Beziehung trat.

Schließlich wurde versucht — IV. Teil — die Stellung der Orthopteren im Vergleich mit den übrigen Insektenordnungen ganz allgemein zu charakterisieren.

Von morphologischen Zusammenhängen, die bereits auf Grund der Untersuchung an der Imago 1905 im I. und II. Teil als geklärt betrachtet werden konnten, seien folgende hervorgehoben:

a. Die Darstellung der morphologischen Grundlage der Muskelverteilung nach allgemeinen Prinzipien und nach Kategorien, ferner die Gesetzmäßigkeiten in den Beziehungen dieser Kategorien untereinander. Es wurde versucht durch Verallgemeinerung der an einen Vertreter primitiver Insektenorganisation gewonnenen Gesichtspunkte der für alle Insekten gültigen Organisationsgrundlage nachzugehen.

b. Die tergale Natur des Flügels, deren Nachweis sich auf die Natur der unterhalb des Flügels befestigten langen seitlichen Flügelmuskeln stützte, welche aus der Kategorie der medialen Dorsoventralmuskulatur hergeleitet wurden. Eine morphologische Auffassung dieser seitlichen Flügelmuskeln war in Ermangelung einer einheitlichen und gründlichen Durcharbeitung der Muskulatur bis in ihre Einzelheiten unter Berücksichtigung morphologischer Fragen noch nicht versucht. Sie erforderten trotz des äußeren Anscheines ihres dorsoventralen Verlaufes um so mehr einen exakten Nachweis ihrer morphologischen Stellung, als ja die Auffassung von der Natur des Flügels davon abhängig war.

c. Die Auffassung des Halsschildseitenlappens als ein dem Flügel nicht homologes Gebilde.

d. Die Deutung der sogenannten Zwischensegmentbildungen der Insekten in ihrer Bedeutung für die Vorsegmenttheorie bei den pterygoten Insekten: Die Widerlegung der von VERHOEFF vertretenen Auffassung der Halshautregion als ein besonderes viertes Thoracalsegment. — Die kinematische Herleitung folgender Teilstücke der Segmente: der Präsegmentallamellen in der tergalen Region, ferner epimeral-sternaler Teile — des Sternellum — in der sternalen Region. Hieraus ergab sich die Erledigung dieser Fragen: Die Charakterisierung z. B. der Halshaut als das Segment der zweiten Maxille.

Ferner ergab sich die Gelegenheit, auf ganz allgemeine Fragen hinsichtlich des Skelettes in seiner Beziehung zur Muskulatur einzugehen unter Ableitung grundsätzlicher Folgerungen über diese Organisationseinheit.

Hieran knüpft nun die vorliegende Untersuchung über das erste Larvenstadium der Hausgrille wieder an. Sie geht der alten Fragestellung nach der Art und nach dem Zeitpunkt der Flügelentwicklung nach, indem sie einer allgemein angenommenen Anschauung von der nachembryonalen Entstehung des Flügels bei hemimetabolen (epimorphen) Insekten entsprechend voraussetzt, daß der 1905 bei der Untersuchung an der Imago festgestellte Sachverhalt sich im Verlaufe der nachembryonalen Metamorphose erst entwickeln werde, d. h. also, daß das Auftreten bzw. die Abtrennung der Flügelmuskeln aus andern Muskeln und die Trennung der Skeletteile erst nachembryonal aus den für sie in Betracht kommenden Muskelkategorien bzw. aus der tergalen Platte erfolgen werde und daß dadurch die unmittelbare Anschauung der aus dem imaginalen Tatbestand gefolgerten Art der Flügelentstehung erreichbar sei.

Unter Zurückstellung der 1905 behandelten speziellen Untersuchung über die Flügelmechanik (III. Teil) und den Vergleich mit andern Insektenordnungen (IV. Teil), ergab sich also die Notwendigkeit einer mindestens ebenso eingehenden Untersuchung des Skelettes und der Muskulatur in den nachembryonalen Entwicklungszuständen der Hausgrille.

Über die Zahl derselben und über Einzelheiten ihrer Organisation war noch nichts bekannt, ungeachtet der Untersuchungen BRUNNERS VON WATTENWYL und GRABERS über die Stadien einiger Locustiden und Acridier hinsichtlich des Wechsels der äußeren Formerscheinung während der Metamorphose. Diese Untersuchungen geben eine gute Vergleichsgrundlage ab, von neueren Arbeiten auch außerdem die Untersuchungen VOSSELERS über die afrikanischen Wanderheuschrecken.

Nachdem ich in ähnlicher Weise, zum Teil noch etwas eingehender, die äußere Entwicklung der Stadien verfolgt hatte, begann ich die

Untersuchung der inneren Organisation des ersten Larvenstadiums der Grille, um im Vergleichsgegensatz zur Imago zunächst einmal Anhaltspunkte von dem Grade der Unterschiede zwischen den beiden Stadien hinsichtlich der Entwicklung der Muskulatur zu erhalten. Es ging mir dabei ebenso wie bei der Bearbeitung der Imago: Die Untersuchung des ersten Stadiums erlangte einen solchen Umfang und eine solche prinzipielle Bedeutung für eine Reihe allgemeiner Fragen, daß ich mich zunächst auf die Untersuchung dieses Stadiums und auf seinen Vergleich mit der Imago beschränken mußte. Unter Zurückstellung meiner Vorarbeiten über die nachembryonale Metamorphose, die bereits zum Teil in Text und Abbildungen vorliegen, gelangte ich so zur Bearbeitung der Muskulatur des ersten Stadiums; für eine solche Arbeit fand ich Vorarbeiten über larvale Muskulatur bei Hemimetabolen — mit Ausnahme der Arbeit Dürkens (1907)[1] über Ephemeriden — nicht vor.

Daher bin ich imstande, durch ein neues Verfahren, durch den Vergleich der imaginalen Muskelverteilung mit der larvalen bei hemimetabolen (epimorphen) Insekten noch eingehender Stellung zu nehmen zu allgemein morphologischen und kinematischen Fragen hinsichtlich des Bewegungsapparates der Arthropoden; ferner auf die innerhalb der morpho-kinematischen Einheit des Hautmuskelschlauches waltenden Gesetzmäßigkeiten gründlicher einzugehen und dabei sowohl auf die im Rahmen der Untersuchung an der imaginalen Muskulatur besprochenen Fragen — sie bestätigend, berichtigend, ergänzend und erweiternd — zurückzukommen als auch ganz neuen Zusammenhängen nachzugehen.

In den nachfolgenden Darstellungen habe ich mich zunächst auf den Vergleich der Muskelverteilung in beiden Stadien und auf die Verwertung der hierdurch gewonnenen Ergebnisse für jene Fragen beschränkt, welche bei der Bearbeitung der imaginalen Muskulatur auftraten und nun zum Abschluß geführt werden können. Es entstehen daher zunächst wiederum folgende Erörterungen unter andern:

a. Die morphologische Grundlage der allgemeinen Muskelverteilung stellt sich nach der Untersuchung des ersten Stadiums wesentlich anders dar, als auf Grund des imaginalen Befundes angenommen werden konnte. Denn es treten besonders in den Kategorien der dorsalen Längsmuskulatur und der Dorsoventralmuskulatur im ersten Stadium eine Reihe von Muskeln auf, welche für die Erkenntnis der morphologischen Grundlage in der Muskelverteilung von ausschlaggebender Bedeutung sind; diese Muskeln gehen aber schon im ersten Stadium völlig zugrunde. Es ist daher nicht möglich, durch Befunde in der Imago ein sicheres Urteil über die Muskulatur zu bekommen. Diese wesentlich veränderten Anschauungen berühren zwar die allgemeinen morphologischen Fragen unmittelbar, führten aber durchweg zur Bestätigung und zu Erweiterungen derselben.

---

[1] B. Dürken, Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden. . . . Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXXVII.

b. Die tergale Natur des Flügels hat sich auf der neuen Grundlage bestätigt, — zwar unter etwas abgeänderter Begründung, als sie auf Grund der imaginalen Befunde 1905 möglich war —, d. h. infolge der Charakterisierung der langen seitlichen Flügelmuskeln von vornherein als seitliche Dorsoventralmuskeln, nicht als Abkömmlinge der medialen Dorsoventralmuskulatur. Sie hat sich aber auch bestätigt in einer Weise, welche jetzt jeden Zweifel an der tergalen Natur der Flügel völlig ausschließt. Ferner vermochten die neuen Untersuchungen die ganze Fragestellung hinsichtlich der Entstehung des Flügels in morphologisch-kinematischer Richtung zu erweitern und zu vertiefen und zwar durch die Feststellung der bereits im ersten Stadium weit vorgeschrittenen Flügelanlage, durch die Zurückverlegung des Zeitpunktes der Flügelentstehung in die embryonale Entwicklung usw., durch Erörterungen über die Beziehung der Beinmechanik zur Flügelmechanik.

c. Die Charakterisierung des Halsschildseitenlappens.

d. Die Auffassung der Halshaut als Anteil des zweiten Maxillensegmentes und die Anschauung über die Vorsegmente konnten bestätigt und umfassender begründet werden.

Kurz es ergab sich die Möglichkeit einer Revision und wie ich glaube, endgültigen Sicherstellung einer Reihe jener Fragen, welche auf Grund der Imaginaluntersuchung behandelt, zum Teil aber noch hypothetisch gelassen wurden.

Ferner können die neuen Befunde zu einer Reihe neuer Fragen verwertet werden:

1) Durch die inzwischen erfolgte exakte Untersuchung der Tracheenkiemenmuskulatur bei Ephemeriden (Dürken 1907) ergibt sich die Möglichkeit nicht nur eines Vergleiches der gesamten Muskulatur beider Insekten, sondern auch ein gewisser Abschluß der Frage nach dem Verhältnis der morphologischen Stellung des Flügels

und der Tracheenkiemen, wenngleich der völlige Abschluß dieser Frage noch eine Nachuntersuchung eines älteren Embryonalzustandes bei Ephemeriden erforderlich macht. Von diesen Vergleichen behandle ich in vorliegender Arbeit nur den letzteren.

2) In ähnlicher Weise wie ich bei der Untersuchung der Imago zur Berücksichtigung der Flügel- — bzw. Flugmechanik — gelangte, ergab sich jetzt infolge der neuaufgefundenen Spezialmuskulatur des ersten Stadiums die Notwendigkeit, auf die Embryonalkinematik d. h. unter anderm auf den Mechanismus der Nackenblase einzugehen. Ich beschränke mich in folgendem auf eine Darstellung dieses Mechanismus, wie er aus dem Befunde an der Muskulatur abgeleitet werden kann, und behalte mir eine ergänzende Untersuchung hierüber vor, welche mich im Zusammenhang der vorliegenden Arbeit zu weit geführt hätte. Vorerst liegt mir daran, den exakten Vergleich beider Stadien durchzuführen und die hauptsächlichen morphologischen Fragen zu erledigen.

3) Auf die Behandlung einer großen Reihe weiterer und allgemeiner und grundsätzlicher Fragen, die ich zum Teil 1905 gestreift habe, mußte ich vorläufig verzichten, obwohl sie durch die neue Untersuchung an Interesse gewonnen haben; von diesen Fragen erscheinen mir die Frage nach dem Verhältnis der Morphologie zur Kinematik, nach dem Begriff und der Auffassung der Metamorphose der Hemimetabolen bzw. Epimorphen, ferner auf vergleichender Grundlage die Erweiterung der Anschauungen über Skelet und Muskulatur auf die andern Insektenordnungen sowie eine systematische Betrachtung kinematischer Verhältnisse überhaupt als die wichtigsten.

Diese Betrachtungen beabsichtige ich noch später anzustellen und diesem Zusammenhang anzufügen. Vorerst aber habe ich jene Fragen behandelt, welche im Rahmen meiner früheren Arbeiten notwendiger Weise zum Abschluß gebracht werden mußten und konnten. In allgemeiner Hinsicht liegt dabei der Schwerpunkt auf der vergleichenden Betrachtung aller Segmente untereinander und in der Auffassung des vollständigen Segmentes nach Maßgabe der durch das erste Stadium klar erkennbaren Grundlage — als eine primäre Organisationseinheit.

Sind wir somit durch die Befunde im ersten Stadium der entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung einen Schritt näher gekommen, so steht zur Abrundung dieses ganzen Zusammenhanges die Darstellung embryonaler Zustände und der nachembryonalen Metamorphose wiederum noch aus. Ich möchte auch in dieser Hinsicht das Thema später noch weiter ergänzen, obwohl mir über die prinzipiellen Fragen die vorliegende Untersuchung des ersten Stadiums genügende Klärung gebracht zu haben scheint und obwohl diese weiteren Untersuchungen voraussichtlich nichts neues mehr in grundsätzlicher Hinsicht werden beibringen können.

Als einen theoretisch zu fordernden Abschluß aber des gesamten weiteren Zusammenhanges betrachte ich die Untersuchung an einem primär flügellosen Insekt, etwa die Anatomie der Campodea in morphologischer Hinsicht einerseits, an der Maulwurfsgrille anderseits, indem besonders der Prothorax der letzteren in kinematischer Hinsicht das aus dem Vergleich des ersten Stadiums der Grille mit der Imago erschlossene Wesen kinematischer Vorgänge in ihrer Bedeutung für die Ausgestaltung des Skelettes und der Muskulatur bestätigen kann.

Das gesamte Manuskript wurde im Juli 1910 abgeschlossen. Die Fortsetzung des vorliegenden Teilstückes der Arbeit soll im nächsten Bande dieser Zeitschrift folgen.

Die Überschriften der Hauptabschnitte derselben als Fortsetzung der auf S. 589—591 begonnenen Disposition lauten:

D. Der Mesothorax.
E. Der Prothorax.
F. Die Halshaut, das zweite Maxillensegment, *O.*

IV. Zusammenfassende Betrachtung der Ergebnisse über das Skelet und die Muskulatur.
V. Der Flügel und die Tracheenkieme.
VI. Die Metamorphose von *Gryllus domesticus*:
Die Vorgänge bei dem Schlüpfen aus dem Ei und bei der Embryonalhäutung.
VII. Schlußbemerkungen.
VIII. Zusammenstellung einiger Ergebnisse.

A. Allgemeines.

a. Einführung in das Thema.

(Vgl. 1905, S. 355; 1904, S. 270a.)[1]

Der Umfang der Untersuchungen am ersten Stadium zum Zwecke des Vergleiches mit der Imago ist naturgemäß durch den Umfang der Untersuchung an der Imago gegeben, welche ich 1905 angestellt habe, wobei aber im ersten Stadium der gesamte Mechanismus der Flügelbewegung fortfällt.

---

[1] Zur Einführung in die zahlreichen in der nachfolgenden Arbeit angeschnittenen Fragen sei auf meinen Basler Vortrag: Morphologisches und Kinematisches vom Ende des Embryonalstadiums der Geradflügler, in »Verhandl. der deutschen zoologischen Gesellschaft 1911« verwiesen.

Während die sehr vereinfachten Skeletverhältnisse durch die Betrachtung der äußeren Körperform und im Anschluß an die Feststellung der Muskelansatzstellen in einer den vorliegenden Betrachtungen genügenden Weise geklärt wurden, wurde der Muskulatur eine sehr ausführliche Betrachtung gewidmet: Denn es galt den Versuch, nicht nur die morphologische Frage nach der Flügelentwicklung u. a. ein für allemal zu Ende zu bringen, sondern auch für allgemeine Fragen in morphologischer, besonders aber in kinematischer Hinsicht eine Grundlage zu schaffen, zu deren Herstellung die Vergleichung zweier in feineren Einzelheiten so verschiedener, hinsichtlich der allgemeinen Muskelverteilung aber prinzipiell bereits so ähnlicher Stadien herausforderte. Es mußten deshalb die Einzelheiten der Ansatzverhältnisse, Größenunterschiede, Teilfaserbildungen und Lagebeziehungen der Muskeln untersucht und erwogen werden, da nur auf diese Weise wesentliche Verschiedenheiten beider Stadien zutage treten; diese Ergebnisse ließen aber dann neue Anschauungen über den Wechsel der kinematischen Bedingungen im nachembryonalen Larvenleben gegenüber dem Embryonalzustand einerseits und der Imago anderseits zu.

Infolge tieferen Eindringens in die Individualität des einzelnen Muskels durch die Vergleichung mit dem imaginalen und mit den übrigen Muskeln in beiden Stadien, komplizierte sich zwar einerseits die Untersuchung und Darstellung, aber es wurde anderseits durch die Erkenntnis des wechselnden funktionellen Verhaltens der Muskeln im Verlaufe der Metamorphose ein Einblick in das kinematische Getriebe möglich mit seinem funktionellen Teilaufgaben und deren Beziehungen zur topographischen bzw. morphologischen Ausgestaltung des gesamten Organismus hinsichtlich Skelet und Muskulatur. Es sind dies Beziehungen, welche die Bedeutung der einzelnen Teilmechanismen in ihrem Wechselspiel und in ihrem Zusammenschluß zur biologischen Einheit des Tieres mit seinen Verrichtungen scharf hervortreten lassen.

Diese Verhältnisse spiegeln sich gerade in dem einzelnen Muskel wieder und können nur aus einer individuellen Behandlung desselben erschlossen werden: Selbst die feinsten und anscheinend unbedeutendsten Muskeln sind oft von besonderer Wichtigkeit. Ich betrachte in dieser Beziehung den Abschluß der kinematischen Fragen als einen nur provisorischen, da ich auf die Histologie der Muskeln leider nicht speziell eingehen konnte. Es ist dieses übrigens ein Gebiet, welches in der Fragestellung: Inwiefern kommt die kinematische Bedeutung eines Muskels in seiner histologischen Beschaffenheit zum Ausdruck, im höchsten Grade lückenhaft bekannt ist und welches einer eingehenden systematischen Bearbeitung unterzogen werden sollte. Denn es sind dies alles schließlich Fragen, welche zur Beurteilung selbst morphologischer Zusammenhänge unentbehrlich sind.

Daß diese Erkenntnisse durch das Eingehen in Einzelheiten und deren Ausnutzung sowie die dadurch gesteigerte Vergleichsmöglichkeit der beiden sich verschieden verhaltenden Stadien gefördert werden können, hoffe ich nunmehr zeigen zu können.

Diese Vertiefung in Einzelheiten des Baues und der Verteilung von Muskeln hatte zur Folge, daß nicht allein — wie schon bemerkt wurde — eine Reihe von Muskeln, die ausschließlich im ersten Stadium auftreten, danach aber völlig zugrunde gehen, für das erste Stadium neu aufgefunden wurden, sondern daß auch eine Zahl von Muskeln für die Imago neu festgestellt wurde, welche bei der Untersuchung der Imago infolge ihrer Kleinheit — es sind oft nur wenige Fibrillenbündel und Fibrillen — übersehen wurden. Während also die Erkenntnis von der morphologischen Stellung und von der Auffassung der Muskeln einmal durch die zwar im ersten Stadium, aber nicht mehr in der Imago bestehende, Vollständigkeit der primären Grundlage der Muskelverteilung erweitert wurde, liefert anderseits auch die Nachuntersuchung der Imago noch einen Beitrag in dieser Hinsicht, besonders dadurch, daß die 1905 infolge der starken Rückbildung zum Teil nicht gefundenen abdominalen dorsoventralen Seitenmuskeln hinzu kommen. Daß die mikroskopische Untersuchung der Imago und des ersten Stadiums nunmehr auf alle diese Einzelheiten eingehen mußte, gibt den neuen Anschauungen eine endgültig gesicherte Grundlage.

b. Historisches.

Da die vergleichende Untersuchung des ersten Stadiums von *Gryllus domesticus* mit der Imago ein neues Gebiet betritt, und sich zudem zunächst gänzlich auf die in der Beschreibung der Imago gegebenen Voraussetzungen beschränkt, in welcher die vorhandene Literatur eingehend berücksichtigt wird, so ergibt sich zunächst keine Gelegenheit, den Zusammenhang durch Eingehen auf literarische Arbeiten zu erweitern. Wo Vergleiche aus der vorhandenen Literatur nötig wurden, sind dieselben in wenigen Fällen stellenweise zu Rate gezogen worden, vgl. das Register, Bd. CI, Anm. 2. Erst bei der Betrachtung der neuen, mehr allgemeinen Fragen, die jetzt über den

Rahmen dieser Abhandlung hinaus gehen, wird die Stellungnahme zu Arbeiten andrer Autoren nötig werden.

Die Darstellung bedeutet hinsichtlich des Hautmuskelsystems eine unmittelbar anschließende Fortsetzung der 1895 von R. Heymons[1] gegebenen Schilderung von der embryonalen Entstehung dieses Systemes; es sei auf seine Beobachtungen an *Forficula* S. 57 und an *Gryllus*, S. 61, sowie auf die Zusammenfassung S. 68ff verwiesen.

c. Technisches.

Über die angewandte Technik wurde bereits bei der Untersuchung der Imago das nötige gesagt: Es sei daher auf die 1904, S. 278 und 1905, S. 363, gemachten Angaben verwiesen. Es ist zu beachten, daß bei der Konservierung der Tiere anscheinend oft starke Kontraktionen stattfinden, so daß die feinen Muskeln mitsamt der Hypodermis sich vom Skelet ablösen oder vielleicht sogar, wie es den Anschein hat, abreißen können. Ich bediente mich ausschließlich der Schnittmethode. Über die Darstellung von zarten Chitinskeletten hat Dürken 1907, S. 441, das Verfahren angegeben. Auch benutzte ich zur Darstellung der äußeren Skeletverhältnisse neben Alkoholexemplaren auch nach der Semperschen Methode präparierte Exemplare. Mit Boraxkarmin durchgefärbte Exemplare vom Übergangszustande des ersten Stadiums unterstützten die allgemeine Anschauung von der Verteilung der groben Muskelzüge, z. B. der medialen Dorsoventralmuskulatur des Abdomens und des Ansatzes der Pleurallamelle im Prothorax.

d. Methodisches und Grundsätzliches.

1. Bemerkungen über die Form der Darstellung.

aa. Angaben über den Text der Darstellung.

Da es sich in den nachfolgenden Ausführungen hauptsächlich um eine Beschreibung des ersten Stadiums handelt, so sind alle solche Angaben, welche keinen besonderen Hinweis auf die Imago erhalten, auf das erste Stadium zu beziehen. Die gegenüber der Darstellung 1905 eingetretenen Veränderungen sind stets derart betont, daß für die Muskeln des ersten Stadiums stets dann die bei der Imago gemachten Angaben gelten, wenn andersartige Zusätze fehlen. Angaben, welche sich im Vergleich oder als Nachträge auf die Imago selbst beziehen, sind durch Zusätze oder Überschrift besonders hervorgehoben. Dementsprechend sind auch sämtliche Hinweise auf die früheren an der

---

[1] Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren, Jena.

Imago angestellten Untersuchungen durch entsprechenden Vermerk oder mit der Jahreszahl 1904 bzw. 1905 ausgezeichnet; wo ein derartiger Vermerk fehlt, sind die Ziffern und Seitenzahlen der gegenwärtigen Darstellung gemeint.

Die beschriebenen Muskeln sind wie bei der Darstellung der Imago mit laufender Nummer versehen, welche aber für die Vergleichung bzw. Homologien der Muskeln keine Bedeutung besitzt: Die Zählung besteht in beiden Stadien (1904/05 und gegenwärtig) für sich. Die Nummerierung ist im Text fast stets bei dem betreffenden Muskel angegeben, da es oft nicht angängig ist, außer der Bezeichnung des Muskels noch die langen Benennungen stets wiederkehren zu lassen. Man beziehe sich daher bei dem Studium der Muskeln stets auf die Tabellen I und II auf S. 690 und Bd. CI S. 582, ferner auf die Schemata I—VI, Tafel XXVII und XXVIII und Bd. CI, Fig. 39—42.

bb. Angaben über die Benennung und die Auffassung der Muskeln.

Nomenklatur.

Hinsichtlich der Benennung von Skeletteilen und Muskeln sind die 1904, vgl. S. 276, c und 1905, S. 360, b angenommenen Grundsätze beibehalten bzw. hinsichtlich der Muskulatur weiter durchgeführt. Das Ergebnis dieser Anwendung ist bei der allgemeinen Übersicht über die Muskulatur, Abschnitt III A, S. 636 ff., mitgeteilt. Danach ist also für die Bezeichnung eines Muskels das topographische, durch die morphologische Deutung klargestellte allgemeine Verhalten maßgebend, welches zunächst Aufschluß über die Kategorie gibt, der der Muskel angehört. Um ein Beispiel zu wählen: Der lange Seitenmuskel *ldvm3* (61), welcher 1905 seinem topographischen Verhalten nach als Musculus lateralis (50) bezeichnet werden mußte, heißt jetzt als dorsoventraler Seitenmuskel Musculus dorsoventralis lateralis. An zweiter Stelle mag eine Bezeichnung hinzugefügt werden, welche Näheres über die Stellung des Muskels innerhalb der Kategorie angibt, also Musculus dorsoventralis lateralis trochanteris oder z. B. vorderer, hinterer usw. An dritter Stelle kann dann eine nähere Funktion angegeben werden — vgl. z. B. die intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *Oidvm1* u. *2* (167, 168). Eine Funktionsbezeichnung tritt wie im genannten Falle des *Oidvm* (1905: 141, 142) an erste Stelle, falls die morphologische Stellung des Muskels nicht klar ist. Gleiches gilt für die deutsche Bezeichnungsweise.

Hinsichtlich der grundsätzlichen Durchführung von Begriffen, Bezeichnungen und bestimmten Ausdrücken in den Beschreibungen sei folgendes hervorgehoben:

Gegenüber der Darstellung von 1905 habe ich nunmehr die Unterscheidung der Begriffe physiologisch, kinematisch und mechanisch schärfer durchgeführt, nachdem auch B. DÜRKEN 1907 in seiner Bearbeitung der Tracheenkiemen die Begriffe enger gefaßt hat. Unbeschadet einer späteren grundsätzlichen Betrachtung über diese Begriffe, kann der Begriff »physiologisch« auf jene Bewegungsvorgänge an sich bezogen werden, welche es unmittelbar mit den Lebensäußerungen der lebendigen Substanz selbst zu tun haben. Der Begriff »kinematisch« umfaßt solche Verhältnisse, welche topographisch in den Gestaltungen des Skelettes und in der Verteilung der Muskulatur vorliegen, als Folgeerscheinungen der mittelbaren oder unmittelbaren Wechselbeziehungen zwischen beiden Organsystemen in den einzelnen Segmenten; dabei sind auch jene Gesichtspunkte morphokinematischer Natur zu berücksichtigen, in welcher Weise durch diese Wechselbeziehungen die für die einzelnen Segmente als gleichartige angenommene morphologische Grundlage verändert ist. Dieser Begriff hat es also mit den unmittelbaren Folgeerscheinungen jener Lebenserscheinungen zu tun, welche aus den Vorgängen ontogenetischer Entwicklung heraus verstanden werden müssen oder in historischem Sinne als Folgeerscheinungen der Stammesentwicklung gedacht werden können. Der Begriff »mechanisch« endlich ist dort anwendbar, wo es sich — abgelöst von derartigen Betrachtungen — nur darum handelt, im Bewegungssystem des Objekts den Ablauf der einzelnen Mechanismen zu verstehen, das tote Objekt in »funktionellem« Sinne als Maschine zu begreifen mit allen Überlegungen »technischer« Natur, die etwa bei einer Rekonstruktion einer solchen Maschine aus totem Material angestellt werden müßten.

Einteilung der Muskeln.

Die Muskulatur zerfällt in Kategorien[1], denen — unter verschiedenem topographischen Verhalten der Skeletbezirke nach je im einzelnen zu prüfenden Gesichtspunkten — bestimmte Regionen in morphologischem Sinne entsprechen. Die einzelnen Kategorien vgl. auf S. 638.

So spricht man von der Kategorie der dorsalen Längsmuskulatur in der dorsalen, d. h. der tergalen Region, dem Tergit, so z. B. von der Kategorie der seitlichen Dorsoventralmuskulatur in der thoracalen

---

[1] Vgl. Anmerkung 3, Bd. CI im Anhang.

Seitenwand, einem Teil der durch die beiderseitigen Ansatzstellen dieser Muskeln am Tergit bzw. Sternit kenntlich begrenzten pleuralen Region.

Der Begriff der Muskelkategorie hat die Bedeutung einer primären Formeinheit innerhalb eines typischen Muskelsegmentes, d. h. innerhalb der gesamten Muskulatur, welche dem Segmente typisch zukommt. Hierbei gilt die Voraussetzung, daß einem jeden Segmente des Insektenkörpers, soweit es überhaupt zu nennenswerter räumlicher Entfaltung gelangt, das gleiche, vollständige Muskelsegment zugrunde liegt; in allen solchen Segmenten müssen die primären Formelemente der Kategorien in völlig homologer Weise vertreten sein. Bei der Unterscheidung und der begrifflichen Festlegung von Kategorien will man also dem gemeinsamen Grundcharakter einer Anzahl Muskeln des topographischen Befundes nachgehen und man will untersuchen, in welcher Weise eine jeweilig verschieden große Anzahl von Muskeln als Differenzierungsprodukt aus einer primär einheitlichen Masse, d. h. aus einer im ontogenetischen Verhalten einheitlich auffaßbaren Muskelanlage, auftritt und nach einheitlichen Gesichtspunkten zusammengefaßt werden kann.

Indem man derart auf die Befunde primärer Muskelverteilung zurückgeht, muß die Richtigkeit der morphologischen Analyse durch den ontogenetischen Tatbestand bestätigt werden können. Das Ziel der Aufstellung von Muskelkategorien ist es, ein Minimum von einzelnen Formelementen in morpho-kinematischem Sinne aufzufassen und dadurch ein für die Gesamtheit der Insekten gültiges Schema der Muskulatur zu schaffen, dessen Ausarbeitung im einzelnen bei den Insektenordnungen sehr verschieden sein kann. »Die Kategorien sind demnach die archaistischen Gruppen von Muskeln, wie sie« — in Übereinstimmung mit dem ontogenetischen Primärbefunde — »beim Urhexapod anzunehmen sind« (Zitat aus B. Dürken 1909, S. 455[1]).

Weitergehend kann man versuchen, wie weit sich diese Kategorien auf die Befunde bei Anneliden zurückführen lassen, ohne daß man jedoch durch eine allzugroße Verallgemeinerung des Begriffes der Kategorie zu einem noch einfacheren Schema die Bedeutung dieses Begriffes entwerten darf. Denn der Hauptwert des Begriffes der Kategorie liegt anderseits wiederum in seiner engen Fassung. Nur durch eine gewisse grundlegende Vielheit von Kategorien kann man die Zerlegung des Hautmuskelschlauches in Regionen und deren Teilbezirke genügend charakterisieren und ihre Bedeutung im

---

[1] B. Dürken, Zur Frage nach der Morphologie der Kiemen der Ephemeridenlarven. Zoologischer Anzeiger. Bd. XXXIV.

Sinne jener kinematischen Wechselbeziehungen verstehen, welche innerhalb der funktionellen Einheit des Hautmuskelsystems herrschen. Es empfiehlt sich daher nicht, den Begriff der Kategorie noch mehr zu vereinfachen, d. h. zu verallgemeinern, damit er etwa auf einander fernstehende Articulatenklassen einheitlich anwendbar werde.

Systematisch einander fernstehende Gruppen haben je ihre besonderen Kategorien, wie die vorliegenden für die Insekten und die ihnen nahestehenden Arthropodenklassen allein vorgeschlagen und nur für diese anwendbar sind. Die Begriffe Längsmuskulatur, Dorsoventralmuskulatur, Ringmuskulatur sind in ihrer Beziehung zum Integument viel zu ausdruckslos und allgemein und entsprechen nicht dem Ziele, welches bei der Aufstellung von Kategorien maßgebend sein muß, vgl. auch S. 693f., Quermuskel. Es sei ferner auf die einleitenden Bemerkungen in meinem Vortrag zu Basel 1911, S. 283f., 285 und 294f. verwiesen.

Die Muskeln einer Kategorie unterscheiden sich nach den Bezirken innerhalb der Regionen als Gruppen oder Obergruppen. So entspricht dem lateralen Seitenbezirk des Tergits die laterale Gruppe *dlm5* der dorsalen Längsmuskulatur, dem medialen Bezirk die mediale Gruppe *dlm1—4*.

Solche Gruppen zerfallen wieder in Teilgruppen, Untergruppen oder Komplexe, z. B. die letztgenannte mediale Gruppe in eine seitlich-dorsale und in eine median-dorsale Untergruppe oder Komplex.

Innerhalb der Kategorie der dorsoventralen Seitenmuskulatur unterscheidet man dementsprechend eine vordere Gruppe (Obergruppe) im episternalen Bezirk von einer hinteren Gruppe (Obergruppe) im epimeralen Bezirk.

Schließlich spricht man von einem Muskel, und unterscheidet Teilmuskeln und Teilbündel, je nach dem der Zerfall des Muskels in Teilfasermassen mehr oder weniger scharf durchgeführt ist; diese Unterscheidung erfordert einen gewissen Takt und bleibt deshalb bis zu einem gewissen Grade willkürlich.

Endlich gelangt man zur quergestreiften typischen oder atypischen Muskelfaser, der Summe von mehr oder weniger zahlreichen Fibrillenbündeln.

Vergleich der Muskeln.

Da es sich in folgender Darstellung um einen exakten Vergleich der Befunde im ersten Stadium mit denen in der Imago handelt, wurde es notwendig, die hierbei zu tage tretenden Unterschiede nach ihren verschiedenen Abstufungen ganz allgemein zu charakterisieren. Es wurden folgende Ausdrücke möglichst durchgehend angewandt:

Der Muskel ist in der Imago nicht vorhanden.

»Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel«, bzw. »Verhalten« oder »Befunde« usw., heißt, die 1905 für den imaginalen Muskel gegebene Beschreibung trifft auch für Einzelheiten des Muskels im ersten Stadium zu. Jedoch ist diese Gleichheit nach Maßgabe der Vergleichsmöglichkeit eines durch freihändige Präparation gefundenen Muskels mit einem rekonstruierten Muskel bedingt.

Er »entspricht dem imaginalen Muskel völlig« heißt: Er verhält sich ihm gleich, abgesehen von Verschiedenheiten der Größe und von Ungleichheiten, welche an den Ansatzstellen die skelettalen Gebilde selbst betreffen.

Er »entspricht den bei der Imago gemachten Beobachtungen« oder »dem Befunde in der Imago« heißt: Abweichungen gegenüber der Imago 1905 sind nicht auffallend genug, als daß sie im Rahmen unsrer Untersuchung in Betracht zu ziehen wären oder daß ein Grund vorläge, dieselben besonders zu betonen; Abweichungen, die sich auf Einzelheiten beziehen, und denen ich nicht nachgegangen bin. Gegebenen Falls sind die einzelnen geringen Abweichungen anhangsweise genannt.

Die Bezeichnung »der allgemeine Befund entspricht« oder »er entspricht im allgemeinen« deutet von vornherein darauf hin, daß der Muskel im ersten Stadium von dem imaginalen sich hinsichtlich vielfacher oder wichtiger Merkmale wesentlich unterscheidet; diese Zustände werden sodann beschrieben zum Teil unter der Überschrift »vergleichende Betrachtung und Deutung«.

Verlauf der Muskeln.

Bei der Beschreibung des Verlaufs der Muskeln wurde die Unterscheidung der Begriffe Ursprung oder Beginn und Ansatz oder Ende streng durchgeführt: Der Muskel beginnt, entspringt im Ursprungsbezirke, der im allgemeinen als punctum fixum gilt, er endet an der Ansatzstelle, am punctum mobile. Diese Unterscheidung gibt zugleich über die Funktion des Muskels in Kürze Aufschluß und wird abgesehen von wenigen Ausnahmen, bei denen die Entscheidung schwierig ist, durchführbar.

cc. Angaben über Tabellen und über die bildliche Darstellung.

Für die Darstellung der Muskulatur im ersten Stadium wurden neue große schematische Übersichtsbilder I—VI, Taf. XXVII f., Fig. 37, 38 und Bd. CI, Fig. 39—42 entworfen, wie es bei der Darstellung der Imago geschehen ist, und von denen sich die Schemata I—IV ausschließlich auf das erste Stadium bzw. dessen Übergangszustand beziehen.

Für die Imago wurden die neuen Schemata V und VI als Ersatz für die alten von 1905 entworfen. Sie schließen sich durch Berücksichtigung von Einzelheiten dem gegebenen Tatbestand weniger schematisch an als die 1905 gegebenen schematischen Darstellungen, müssen aber gleichwohl als solche aufgefaßt werden. Diese Art schematischer Darstellung des Muskelverlaufs, welche nunmehr auch von Dürken 1907 befolgt ist und welche sich zum Zwecke der Vergleichung bewährt hat, gibt in Verbindung mit der tabellarischen Übersicht eine unmittelbare Anschauung von dem Verlaufe der Muskeln und der bestehenden Homologien. Bei einem Studium der komplizierten Verhältnisse der Muskelverteilung empfiehlt es sich, sich an der Hand dieser beiden Hilfsmittel zunächst eine Übersicht zu verschaffen. Die der tabellarischen Übersicht beigefügte Nummerierung ist mit der Zählung im Texte der Muskelbeschreibung gleichlautend und ermöglicht es, daran anknüpfend die Beschreibung im einzelnen zugänglich zu machen. Die infolge der Umdeutung und Umbezeichnung von Muskeln eingetretenen Veränderungen können ausreichend erst im Text der Einzelbeschreibung eingesehen werden, jedoch gibt die Hinzufügung der alten, 1905 befolgten Bezeichnung in den Tabellen für das erste Stadium die Möglichkeit, diese Tabellen für das erste Stadium auch mit den 1905 gegebenen schematischen Darstellungen I und II und den Tabellen I und II, S. 375 bzw. 456, unmittelbar zu vergleichen. Weiteres vergleiche man bei den Erklärungen in den Schemata und Tabellen selbst.

Von den Zeichnungen nach dem natürlichen Objekt (vgl. 1904, S. 279) sind einige mit der stereoskopischen Lupe in der 1904 angegebenen Weise angefertigt; zumeist aber wurden sie mittels des neuen Winkelschen Projektionszeichenapparates entworfen und alsdann nach den Bildern der stereoskopischen Lupe bzw. des Mikroskops ausgeführt und gedeutet. Das Verfahren mit dem Projektionszeichenapparat hat große Vorteile für das Abzeichnen zahlreicher und großer Serienschnitte. Namentlich hat es sich zur Darstellung der Frontalschnittserien bewährt: Denn bei der Notwendigkeit, in Anbetracht der Kleinheit des Objektes starke Vergrößerungen anwenden zu müssen, wäre nach dem bekannten Verfahren unter Anwendung der üblichen Zeichenapparate keine Gesamtübersicht des Frontalschnittes möglich gewesen, während auf dem Zeichentisch des Projektionszeichenapparates der stark vergrößerte vollständige Frontalschnitt in ausreichender Schärfe und ohne beträchtliche Randverzerrung projiciert und abgezeichnet werden konnte. Ausdrücklich sei aber bemerkt, daß die abgezeichneten Muskeln danach genau nachgeprüft werden mußten, da bei der Stärke der angewandten Vergrößerung[1] die Bilder des Projektionszeichenapparates infolge starker Lichtbrechung und Überstrahlung den mikroskopischen Bildern an Bildschärfe und Charakteristik der verschiedenen Farbtöne des gefärbten Objektes nachstehen. Bei dem Vergleich großer Schnittbilder durch das Imaginalstadium, welche eine geringe Vergrößerung erfordern, wird die Übersichtlichkeit noch dadurch gesteigert, daß eine große Zahl von Schnitten in dem großen Gesichtsfelde unter immerhin noch beträchtlicher Vergrößerung gleichzeitig sichtbar gemacht werden und unmittelbar miteinander verglichen werden können.

Nach diesem Verfahren wurden die Zeichnungen der verschiedenen Querschnittserien und der Frontalschnittserie, aus welchen die nachfolgenden Ergebnisse gewonnen wurden, ferner die Entwürfe zu den Tafelfig. 22—25, 35 und zu den Textfig. 1—52 hergestellt. Diese beiden letzteren sind eine Auswahl der typischen Schnitte aus den Serien, wobei vielfach ein Schnitt durch Einzelheiten des nächst benachbarten Schnittes in der Darstellung ergänzt wurde; derartige kombinierte Schnitte sind als solche bezeichnet. Auch der Schiefschnitt bietet durch die Kombination unmittelbar aufeinander folgender Einzelheiten nebeneinander Vorteile. Die Abbildungen wurden in solcher Weise unter strenger Anlehnung an die Natur — besonders in der Frontalschnittserie Tafel XIX—XXIII — schematisiert.

Von einer Schematisierung mußte in den Textfiguren naturgemäß mehr Gebrauch gemacht werden; zur Beurteilung des Grades derselben möge die photographische Wiedergabe einiger derselben dienen. Die äußere Chitinbedeckung, welche sich infolge der Konservierung vielfach von der Hypodermis abgehoben hat, wurde in den Textfiguren in Anpassung an die Umrisse der Hypodermis im Präparate eingezeichnet, ihre Dicke ist in den Zeichnungen schematisch stark übertrieben. Breite Stellen der Chitinzeichnungen bedeuten je nach der Stelle die

---

[1] Angaben über die Vergrößerung der Textfiguren Bd. CI, Anm. 4.

wahre Dicke im Durchschnitt oder einen Schrägschnitt. Die Hypodermis unter ihr wurde durch eine oder zwei Linien angedeutet, welche kontinuierlich nebeneinander laufen und einen freien Raum einschließen. Da Farben nicht angebracht werden konnten, sind die Muskeln irgendwie schematisch charakterisiert. Die Charakterisierung durch Schraffierung und dergleichen konnte nur im Abdomen der verschiedenen Serien einheitlich durchgeführt werden. Die thoracale Muskulatur ist durch eine andre besondere Schraffierung charakterisiert, die in den einzelnen Segmenten wieder verschieden ist; jedoch wurde die laterale Dorsoventralmuskulatur *ldvm* in der Darstellung der drei Thoracalsegmente dadurch einheitlich charakterisiert, daß eine Querstrichelung fehlt. Die Charakterisierung der Halshautmuskulatur besteht völlig für sich.

Zu beachten ist das Verhältnis der Muskeln zur Hypodermis: Dringt die Muskelzeichnung in irgendeiner Weise in den die Hypodermis darstellenden leeren Raum ein, so bedeutet dies den Ansatz des Muskels an dieser Stelle. Andernfalls liegt er nur an.

Die Muskeln können nach Maßgabe der Schemata I und II farbig gedacht werden.

Die Figuren können im übrigen stets mit den Schnitt- und Totaldarstellungen von 1904 und 1905 verglichen werden. Die Textfig. 1—50 stammen aus drei verschiedenen Serien; die einzelnen Schnitte sind jedoch derart der Reihe nach geordnet, daß man der Nummer folgend gleichmäßig immer mehr nach dem Vorderende des Tieres gelangt.

Für seine Hilfe bei der Anfertigung der Mikrophotogramme, Taf. XXV und XXVI bin ich Herrn Präparator Heller zu Dank verpflichtet, ferner Herrn Dr. B. Dürken, welcher die Liebenswürdigkeit hatte, die photographische Aufnahme der Fig. 36 zu übernehmen.

2. Bemerkungen über die Art und Behandlung des Stoffes.

aa. Untersuchtes Material.

Der Untersuchung als Unterlage dienten nachfolgende Objekte, welche in der Form von Schnittserien vorliegen: Zunächst sei eine Beschreibung der untersuchten Tiere gegeben, um dadurch die späteren Darstellungen zu entlasten. Die genaue Kenntnis des Zustandes der untersuchten ersten Stadien ist bei den großen Veränderungen in der Anordnung, in der Form und in der histologischen sowie der physiologischen Beschaffenheit, besonders des Kontraktionszustandes der Muskeln innerhalb des ersten Stadiums unbedingt notwendig. Die günstigsten Objekte sind solche in nicht kontrahiertem Zustande bei möglichst gedehnter Intersegmentalhaut. Die Aufzählung geschieht nach Ziffern, auf welche im späteren Text zurückverwiesen wird; sie geschieht in der Reihenfolge der Altersstufen. Über die Bedeutung der Begriffe »Übergangszustand« und »Normalzustand« vgl. auf S. 626ff.

Nr. 1: Eine Frontalschnittserie durch die Imago. Das Tier war noch weichhäutig und nicht ausgefärbt; es befand sich noch im sogenannten Übergangszustande.

Nr. 2: Eine Querschnittserie durch die Imago. Das Tier ist gleichfalls weichhäutig und unausgefärbt; es befindet sich im Übergangszustand.

Beide Serien wurden bereits bei der Untersuchung von 1905, aber nur als Ergänzung der makroskopischen Befunde nach Bedarf hinzugezogen (vgl. auch 1904, S. 278 unter e).

Nr. 3: Eine Querschnittserie durch einen Normalzustand des ersten Stadiums. Das Tier befindet sich bereits in einem sehr hohen Alterszustand und ist in der Häutung zum zweiten Stadium begriffen. Die neue Cuticula ist unter der alten bereits fertig angelegt, die alte Chitinhaut ist gänzlich frei abgelöst und in der dorsalen Medianlinie bereits geplatzt.

Die Muskeln sind ziemlich massig entwickelt und die Rückbildung der embryonalen Muskulatur ist noch nicht soweit vorgeschritten, wie in dem jüngeren Normalzustand Nr. 5, in welchem die alte Haut noch nicht so frei ist wie in diesem.

Nr. 4: Eine Frontalschnittserie eines Normalzustandes des Stadium 1. Das Tier steht kurz vor der Häutung zum zweiten Stadium. Die alte Haut ist bereits von der neugebildeten Cuticula abgelöst.

Die Serie gestattet besonders gute Einblicke in die Ausbildung des Skelettes. Die Muskeln sind sehr massig entwickelt, nicht sehr isoliert und schwer zu verfolgen.

Nr. 5: Eine Querschnittserie durch einen Normalzustand des Stadium 1. (Vgl. die Textfig. 2, 3, 5, 7, 8, 10, 13—16, 18, 19, 23, 24, 27, 52 und Taf. XXV, Fig. 27, 31.) Das Tier ist 3 Tage alt und schon etwas gewachsen, vgl. die Textfig. 6, 7 und 25, 26, 27. Die neue Cuticula ist unter der alten bereits in Entwicklung begriffen, liegt ihr aber noch fest an, ist also noch nicht abgelöst, geschweige denn geplatzt.

Die Rückbildung der embryonalen Muskulatur ist bereits nahezu beendet. In allen ihr zugehörigen Regionen finden sich Restmassen derselben erhalten, während die Muskeln selbst zum Teil schon völlig geschwunden sind, so z. B. die abdominalen Dorsoventralmuskeln *edvm* (5, 22, 6, 23) usw. Die Rückbildung ist weiter vorgeschritten als in dem anscheinend alten Zustande Nr. 3 mit geplatzter Cuticula des ersten Stadiums. Die von den verschwundenen Muskeln eingenommenen Räume finden sich vielfach andeutungsweise noch vor, vgl. Textfig. 7, 15, 21. Die Restmassen stellen sich dar als krümelige Elemente, welche in enger Beziehung zu den Oenocyten auftreten, als Reste der leeren Sarcolemmaschläuche und Spuren von Fasersubstanz, vgl. die Textfig. 7, 21 usw., Taf. XXVI, Fig. 31.

Das Darmepithel ist nicht mehr kubisch oder hochcylindrisch. Der Darm ist mit von außen aufgenommener geformter Nahrung gefüllt (vgl. Taf. XXV, Fig. 27) und enthält keine nachweisbaren Reste von Dotter oder Dotterzellen.

Die Querschnittserie durch das Abdomen dieses Tieres lieferte die abdominale Ergänzungsserie zur Schnittserie Nr. 7 durch den Thorax. Der Thorax dieses Tieres wurde vorher gezeichnet und lieferte die Fig. 34 auf Taf. XXVII. Die Serie durch dieses in ungünstigem Kontraktionszustande befindliche Tier liegt neben der Serie Nr. 8 den in der Beschreibung des Abdomens gemachten Angaben zum großen Teile zugrunde.

Die Serie besteht vom Tentorium ab — dessen Ursprungsstellen im ersten Schnitte beiderseits getroffen sind — gezählt bis zum *IVa rm* — in seinem medianen Teil getroffen — aus 160 Schnitten (vgl. Nr. 8). Die Querschnittrichtung ist nach dem Kopfe symmetrisch orientiert, durch starke und zumal durch einseitige Kontraktion sind indes die Segmente stark ineinander gezogen derart, daß Seite links (die rechte des Tieres) der Seite rechts um $^1/_2$—$^3/_4$ des Segmentes nach vorn zu voraus ist, vgl. z. B. Textfig. 2. Eine derartige Kontraktion erweist sich, obwohl sie den Einblick in die Anordnung der Muskeln erschwert, dadurch als günstig, daß zwei aufeinanderfolgende Segmentbezirke im gleichen Schnitt sich ergänzend nebeneinander erscheinen und verglichen werden können. Die für vorliegende Zwecke ausreichende Konservierung ist in diesem Objekt für Feinheiten histologischer Art nicht geeignet.

Nr. 6: Eine Frontalschnittserie durch einen Normalzustand des ersten Stadiums. Auch hier ist die Halshaut in der dem Normalzustand eignen Weise zusammengezogen, d. h. verkürzt. Der Zustand ist ein weit älterer als der Übergangszustand Nr. 9.

Die embryonalen Muskeln sind sämtlich rückgebildet bzw. verschwunden. Die übrige Muskulatur ist massig entwickelt, die Fasern besitzen einen dicken Querschnitt, verlaufen aber isoliert und sind gut zu unterscheiden.

Nr. 7: Eine Querschnittserie durch den Kopf und den Thorax eines späten, vorgeschrittenen, nachembryonalen Übergangszustandes des Stadium 1. Vgl. die Textfig. 22, 26, 29—51 und Taf. XXIV, Fig. 23, 24, 25, Taf. XXV f., Fig. 30, 33. Das sehr junge Tier befindet sich bereits im Beginn des Normalzustandes.

Die embryonale Muskulatur ist zwar noch völlig vorhanden, zeigt aber bereits Degenerationserscheinungen in allen Regionen und in verschiedener Hinsicht (vgl. die Beschreibungen).

Die Nackenhaut ist bereits verkürzt und eng gefaltet, jedoch ist in dieser Hinsicht der Normalzustand noch nicht erreicht. Der Kopf ist mächtig entwickelt und unter das Halsschild zurückgezogen. Die übrigen Muskelmassen sind stark entwickelt, doch nicht so massig, wie in den vorgenannten älteren Stadien, mit Ausnahme des vorigen Nr. 6, dessen Muskulatur ähnlich entwickelt scheint. Die Teilmuskeln sind gut zu unterscheiden.

Die Cuticula ist infolge der Konservierung von der Hypodermis abgelöst; letztere liegt völlig frei unter ihr, da eine neue Cuticula auch noch nicht andeutungsweise vorhanden ist.

Das Tier ist in der Längsrichtung stark kontrahiert, sodaß die Segmente stark ineinander gezogen sind. Die Ebene des Querschnittes ist nach dem Kopfe symmetrisch orientiert; infolge ungleichmäßiger Kontraktion ist jedoch in den vorderen Schnitten die Seite zur rechten (die linke des Tieres) etwas voraus, in der Mehrzahl der übrigen Schnitte aber die Seite links weiter nach vorn zu getroffen.

Die Zählung der Schnitte beginnt mit 1 im Hinterhaupte dort, wo beiderseits der Ursprung des Tentorium getroffen ist. Bis zur tergalen Ansatzstelle des *Ia ldvm2* rechts sind 102 Schnitte gezählt (vgl. Nr. 8). Das Pronotum wird von etwa 56 Schnitten getroffen; im 43. derselben beginnt hinten der auch median freie Hinterrand des Pronotum.

Die Querschnittserie durch dieses, in nicht besonders günstigem Kontraktionszustande befindliche Tier ist neben der Frontalschnittserie Nr. 9 die Grundlage der nachfolgenden Darstellung.

Zur Darstellung der embryonalen segmentalen dorsalen Längsmuskeln *Odlm Oxy* (165) dürfte eine jüngere Schnittserie geeigneter gewesen sein; doch wurde auch an dieser die Untersuchung im Interesse der Einheitlichkeit durchgeführt.

Nr. 8: Eine Querschnittserie durch einen frühen nachembryonalen Übergangszustand des ersten Stadiums. Vgl. die Textfig. 1,4, 6, 9, 11, 12, 17, 20, 21, 25, 28 und Taf. XXIV, Fig. 22, Taf. XXV f., Fig. 26, 28, 29, 32, ferner HEYMONS 1895, *Gryllus campestris* l .c. Das Tier befindet sich in einem noch sehr jungen Zustande, jedoch ist der Kopf bereits mächtig entwickelt, vgl. S. 623.

Die vergänglichen Muskelmassen des Embryonalmechanismus sind stark entwickelt, ohne Spuren von Rückbildungserscheinungen, vgl. die *edvm* im Abdomen; sie befinden sich in stark kontrahiertem Zustande — z. T. mit scharfer Querstreifung und sie sind anscheinend in voller Tätigkeit konserviert. Das Abdomen ist infolge der Kontraktion der abdominalen Dorsoventralmuskulatur *edvm* (5, 22, 6, 23) kurz und dorsoventral stark abgeplattet und sein Volumen ist gegenüber dem des Thorax erheblich eingeschränkt, vgl. Textfig. 28 mit 12.

Infolge des starken Kontraktionszustandes des *edvm*-Systems sind die Seitenteile des noch weichen Tergits und Sternits stark geknickt und verbogen bzw. nach unten eingedrückt; der pleurotergale Bezirk tritt dadurch in deutlichen Gegensatz zum eutergalen Bezirk. Die pleurale Flankenhaut *plh* weist infolgedessen in ihrer ganzen Ausdehnung ventralwärts, indem sie als ein scharf abgesetzter ventraler Wulst erscheint; das Verhalten entspricht durchaus dem Zustande Nr. 9, vgl. die Fig. 18—21 der Frontalschnittserie.

Daß dieser Zustand eine Folge der Konservierung sei, ist mir aus verschiedenen Gründen nicht wahrscheinlich.

Aus diesem Übergangszustande, einem Zustande der Deformation heraus kommt es durch einfache Umlagerung und Umgestaltung ohne besonderes Wachstum zunächst zur Ausgestaltung der normalen Körperform des Normalzustandes, wie es ein Vergleich mit einem allerdings schon etwas gewachsenen Tiere, mit den Querschnitten der Serie Nr. 5, vgl. z. B. die Textfig. 6 u. 7, 25 u. 26, 27 bei gleicher Vergrößerung veranschaulicht; es sei auf die Erläuterungen S. 647 und 657 verwiesen.

Auch die laterale Dorsoventralmuskulatur ist deutlich quergestreift und zeigt dadurch ihre Beteiligung am Embryonalmechanismus. Die an letzterem noch nicht beteiligten, erst später funktionierenden Muskeln, wie z. B. thoracale Dorsoventralmuskeln *IIIdvm 2 + 3*, sternale *bm*-Muskeln und zum Teil auch ventrale Längsmuskeln, z. B. *IIIvlm 4 + 5* zeigen noch embryonalen Charakter, vgl. HEYMONS 1905, Fig. 30, 32, 84 und die photographische Wiedergabe der Textfig. 28 auf Taf. XXVI, Fig. 32. Die Parasternalplatte *pst* ist gut entwickelt.

Der Darm ist räumlich noch nicht so stark entwickelt wie im Normalzustande. Das Darmepithel ist kubisch oder cylindrisch und hoch mit großen Kernen. Geformte Nahrungsstoffe von außen sind noch nicht aufgenommen worden: Der Darm enthält noch vielfach Dotterreste *dor* und Dotterzellen *doz*, Vitellophagen oder meist deren Kerne *dk*. Auf die Unterscheidung von Dotterzellen und Paracyten vgl. Heymons 1895, Kap. V, S. 75—82, habe ich hier keinen Wert gelegt.

Oenocyten sind in typischer Weise wie im Zustande Nr. 9 (der Frontalschnittserie) erhalten.

Diese in günstigem Kontraktionszustande befindliche Schnittserie speziell diente besonders für die abdominale Seitenmuskulatur *pm* und *ldvm* neben der Querschnittserie Nr. 5, welche völlig durchgearbeitet wurde, als Vergleichs- und Ergänzungsserie. Ein Teil der Beschreibung und der Abbildungen wurde ihr entlehnt. Sie gestattete trotz des starken Kontraktionszustandes sehr typische Einblicke in die abdominale Muskelverteilung.

Die Zählung der Schnitte beginnt mit 1 an einem Querschnitt des Hinterhauptes, auf welchem der Ursprung des Tentorium *Ttr* beiderseits deutlich getroffen ist. Bis zur tergalen Insertionsstelle des *Ia ldvm2* rechts werden 90 (vgl. Nr. 7), bis zur medianen Partie des *IVa rm* 127 Schnitte gezählt (vgl. Nr. 5). Der Querschnitt ist durchaus symmetrisch mit geringem Vorsprunge der linken Hälfte oralwärts.

Eine bemerkenswerte Abweichung von dem nach Maßgabe der Serien Nr. 5 und 9 beschriebenen Befunde zeigt die Muskelverteilung in der Flankenhaut des ersten Abdominalsegmentes, welche auf S. 687 als Nachtrag beschrieben ist.

Nr. 9: Eine Frontalschnittserie durch einen nachembryonalen Übergangszustand des Stadium 1, in sehr jungem Alterszustand, anscheinend soeben geschlüpft.

Die embryonalen Muskelmassen sind noch vollständig erhalten, ohne irgendein Anzeichen von Rückbildung oder Degeneration. Der Hals und besonders die Nackenhaut sind noch gedehnt bzw. ziemlich gespannt, wenngleich eine Nackenblase nicht mehr entwickelt ist. Der groß entwickelte Kopf mit vorgewölbten Facettenaugen ist indes bereits ziemlich normal geformt, er ist aber noch nicht in den Schutz des Halsschildes zurückgezogen und zeigt die beschriebenen Nackenfalten (vgl. S. 635); das Tier hat äußerlich nicht mehr als Embryo, sondern als echte Larve zu gelten. Die übrige Körpermuskulatur ist nicht massig entwickelt. Die Teilmuskeln und Teilbündel auch der embryonalen Muskeln verlaufen getrennt, zum Teil stark isoliert und sind sehr gut zu unterscheiden.

Dieses in günstigem Kontraktionszustande befindliche Tier lieferte, neben der Querschnittserie Nr. 7 die Grundlage unsrer Darstellung, die Hauptschnittserie. Sie zählt 91 Schnitte durch den Stammteil des Körpers, von denen keiner ausfiel und von denen fast sämtliche glatt und unverletzt sind.

Die Schnittrichtung im symmetrisch konservierten Objekt ist in der Richtung von vorn nach hinten genau parallel der Oberfläche der thoracalen Tergite und infolgedessen etwas schräg zum Abdomen, dessen einzelne Segmente allmählich nacheinander in den Schnitt einbezogen werden. In der Richtung von rechts nach links ist die rechte Seite ein wenig eher getroffen als die linke, was den Vorteil hat, daß man so zwei nacheinander folgende, nur wenig voneinander abweichende Zustände unmittelbar nebeneinander vergleichen kann, wodurch die Zahl der auf den Tafeln abgebildeten Schnitte beschränkt werden konnte. Der letzte Schnitt ventral trifft vorn die Vorderseite des Kopfes, die Spitzen der Mandibeln und die Taster, hinten die ausgestreckten Cerci an der Unterfläche.

Die Serie wurde vollständig durchgezeichnet, in allen Einzelheiten auf das sorgfältigste festgestellt und gedeutet, ausgenommen die dorsale Längsmuskulatur, deren verworrene Lage auf Frontalschnitten nicht erkannt werden kann. Besonders die Befunde an der lateralen und medialen Dorsoventralmuskulatur *dvm* und *ldvm* ließen sich hier klar feststellen, während hierfür die Querschnittserie Nr. 7 nicht in Betracht kommen kann. Dieser Serie ist die Reihe der Abbildungen auf den Tafeln XIX—XXIII entlehnt.

Von den Schnitten wurden die typischen ausgesucht und — häufig unter Kombination zweier aufeinanderfolgender Schnitte — zur Darstellung gebracht. Ebenso wurden die wenigen zerstörten Stellen in einzelnen Schnitten nach Maßgabe der benachbarten ergänzt. Diese Serie kann mit der Querschnittserie Nr. 8 unmittelbar verglichen werden; beide zeigen namentlich in bezug auf die Lagerung der Flankenhaut, das starke Vortreten des Flankenwulstes *plh* im Abdomen sehr ähnliche Verhältnisse.

Dieses Exemplar zeigt in der Halsregion in der rechten Symmetriehälfte eine erhebliche Störung der symmetrischen Ausbildung der Muskulatur, welche einen anormalen, vielleicht von einer Verletzung herrührenden, geheilten Zustand, eher aber eine Entwicklungsstörung bedeuten kann. Denn es ist in Anbetracht des jungen Zustandes des Tieres nicht anzunehmen, daß bei dem Vorgange des Schlüpfens aus dem Ei etwa eine Ruptur der Kehlhaut erfolgt und verheilt sei. Die Hypodermis ist unverletzt. Die Asymmetrie (vgl. die Taf. XIXff., Fig. 4—11) besteht hauptsächlich darin, daß rechts der Bezirk der vorderen Kehlplatte *i* und seitlichen vorderen Halshaut sehr verändert erscheint. Die Kehlplatte ist als solche rudimentär und tief in das Innere des Körpers eingezogen, indem sie mittels einer Art Chitinsehne mit der äußeren Körperbedeckung zusammenhängt. Der vom rechten Hinterhauptsringe ausgehende *Tm* (Bd. CI, S. 557) fehlt, abgesehen von einer geringen Fasermasse, die von der linken vorderen Kehlplatte *i* ausgeht. Desgleichen fehlt rechts ein *Odvm2d* (174) und die rechtsseitige dorsale Längsmuskulatur zeigt eine weiter ventralwärts reichende Ausdehnung des *Odlm1a* (162, Bd. CI, S. 529).

Diese Tatsachen müssen noch im einzelnen untersucht und verwertet werden.

Nr. 10: Eine Sagittalschnittserie durch einen embryonalen Übergangszustand des ersten Stadiums in Embryonallage. Der Embryo ist aus dem Ei präpariert, wird aber noch von der Embryonalhaut (Amnion) umschlossen und zeigt die Teile in Normallage, wie sie 1905 auf S. 455, Fig. 8, dargestellt sind.

In der Beschreibung beziehen sich die einzelnen Angaben stets auf die Serien Nr. 7 und Nr. 9, also auf einen bereits im Anfange der Degeneration embryonaler Muskulatur befindlichen bzw. auf einen jungen Übergangszustand.

Für die Beschreibung der Muskeln besteht hierbei eine wohl unüberwindliche Schwierigkeit, die Unmöglichkeit hinsichtlich der Form und der histologischen Beschaffenheit der Muskeln in allen Fällen das Typische vom Zufälligen und Speziellen zu unterscheiden. Denn es läßt sich in Anbetracht der sehr verschiedenen Zustände, in denen sich ein Stadium 1 befinden kann und bei der nicht genau charakterisierbaren Wirkungsweise der Konservierungsmethode nicht bestimmt angeben, ob der kontrahierte Zustand eines Muskels durch das Abtöten des Tieres mittels der heißen Sublimatlösung hervorgerufen ist oder ob er sich auf einen normalen kinematischen Zustand bezieht. Ferner läßt es sich bei dem Mangel entsprechender Untersuchungen nicht angeben, ob die massige Entwicklung eines Muskels von einem natürlichen Kontraktionszustande herrührt, oder ob in dieser massigen Entwicklung, welche die Verfolgung der einzelnen dicht gedrängten Muskeln und Teilmuskeln erschwert, ein individuelles, auf sonstige physiologische Ursachen zurückführbares Verhalten zu sehen ist. Es entsteht nämlich die Frage, ob in einem Embryonalzustande des ersten Stadiums, in welchem die embryonale Muskulatur an Masse und

Funktion vorherrscht, jene Muskeln, welche den späteren normalen Verrichtungen dienen, grundsätzlich schwächer — man dürfte sagen mager — ausgebildet sind, sei es, daß sie sich nur nebensächlich oder — was unwahrscheinlich ist — überhaupt nicht an den Vorgängen der Befreiung aus der Eischale und der Embryonalhaut beteiligen und ob sie danach im Normalzustand des Tieres bei voller Funktion aller Organe an Masse zunehmen und zwar in dem Maße, als das aus der zugrunde gehenden embryonalen Muskulatur herrührende plasmatische Material frei und zu andern Zwecken verwendbar wird. Denn bei der Frage, wo die aus den zugrunde gehenden Muskeln freiwerdende Substanz bleibt, liegt die Vermutung nahe, daß sie zum Aufbau andrer Organsysteme im Normalzustand unmittelbar verwertet wird durch Vorgänge, welche ganz ohne Beteiligung von Phagocyten vor sich gehen (weiteres hierüber vgl. S. 648 und 695). In dieser Richtung kommen folgende Möglichkeiten der Verwertung in Betracht: Einmal zum Aufbau des neuen Chitinskelettes, ferner ganz allgemein zur Ernährung des Tieres, welches zunächst vielleicht noch nicht zur Nahrungsaufnahme befähigt ist — allerdings im Mitteldarm noch Dottermassen aus dem Ei mit sich führt —; schließlich eben zum endgültigen inneren Aufbau der Muskulatur des Normalzustandes, welche bereits vollzählig ausgebildet ist. Bekanntlich sind die Tiere nach der Befreiung aus der Embryonalhülle sehr ermattet und eine zeitlang bewegungslos.

Mit dieser Überlegung scheinen die über die einzelnen Zustände Nr. 3—10 gemachten Angaben übereinzustimmen; jedoch ist zu beachten, daß durch Konservierung entstandene Kontraktionszustände wahrscheinlich eher auftreten können bei Tieren, welche die volle Herrschaft über willkürliche Bewegungen im Normalzustande besitzen und auf die Konservierungsflüssigkeit energisch reagieren, als bei Embryonal- und Übergangszuständen, so daß die massige Ausbildung der Muskeln im Normalzustande hiermit begründet werden könnte.

Im allgemeinen habe ich die Anschauung bekommen, daß von den intersegmentalen Beziehungen abgesehen, sämtliche konservierten Tiere sich in einem ähnlichen Kontraktionszustande befanden. Diese Zusammenhänge müßten einer besonderen systematischen Untersuchung unterzogen werden; ich begnüge mich, hier eine Fragestellung in dieser Richtung gegeben zu haben.

Sind demnach die Angaben über die Form besonders aber über Messungen und das Aussehen von Muskeln mit Vorsicht und nur bedingt zu verwerten, so ist der Zustand starker Muskelzerteilung im Übergangszustande Nr. 9 — sei es, daß er auf einen Mangel an Kontraktion oder auf der noch schwachen, wenig massigen Ausbildung der Muskeln beruht — immerhin prinzipiell verwertbar dadurch, daß in ihm die morphologische Grundlage der Muskelzerteilung zum Ausdruck kommt, die man ohne Bedenken verwerten darf.

bb. Die Untersuchung des Skelettes.

Die äußeren Skeletverhältnisse wurden an Tieren unter Alkohol und an Semperschen Präparaten untersucht. Zur Kenntnis der inneren Anatomie hinsichtlich des Skelettes genügten die Schnittserien und die durch das Studium der Muskelansatzstellen erhaltene Anschauung.

cc. Die Untersuchung der Muskulatur.

Allgemeines.

Die Untersuchung der Muskulatur erfolgte an Schnittserien, von denen die bereits genannte Frontalschnittserie Nr. 9 und die Querschnittserie Nr. 7 die Grundlage abgaben, während die übrigen Serien, besonders die Querschnittserien Nr. 3, 5 und 8 als Vergleichs- bzw. als Ergänzungsserien hinzugezogen wurden.

Für die Untersuchung der ersten Stadien habe ich mich ausschließlich auf diese Schnittserien beschränkt. Halbpräparate von Tieren, welche in der Medianlinie halbiert und sodann zu Totalpräparaten verwertet werden können, wurden von vornherein ausgeschlossen, da schon bei der Untersuchung des imaginalen Abdomens die Erfahrung gemacht worden war, daß der Fettkörper die Muskeln derart einhüllt und verdeckt, daß ohne freihändige Präparation, die natürlich an unsern kleinen Objekten ausgeschlossen ist, keine Ergebnisse erhalten werden können.

Bei dem großen Umfange, den die Untersuchung dadurch nahm, daß 180 Muskeln in ihren feinsten Einzelheiten und in ihren oft verworrenen Lagebeziehungen festgestellt, verglichen und gedeutet werden mußten, habe ich mich auf die systematische Durcharbeitung nur je einer Frontal- und einer Querschnittserie beschränkt, diese aber auch bis in die letzten Einzelheiten untersucht. Es wäre hin und wieder der Vergleich mit einer Sagittalschnittserie erwünscht gewesen, doch kann man diese noch am leichtesten entbehren. Die Längsmuskulatur kann an Querschnitten, die dorsoventral verlaufende Muskulatur an Frontalschnitten allein schon mit ausreichender Sicherheit festgestellt werden; gleichwohl habe ich erstere auch an der Frontalschnittserie festgestellt. Die unterbrochene Seitenmuskulatur und die sternale Muskulatur mußten der Sicherheit halber an beiden Serien festgestellt werden. Hierdurch, ferner durch die Untersuchung beider Symmetriehälften des Tieres, von denen die eine die in der andern gewonnenen Ergebnisse bestätigen mußte, glaube ich eine genügende Sicherheit der Darstellung gewährleisten zu können.

Man begegnet bei der Durchmusterung der Schnitte vielfach muskelähnlichen, sehr feinen und zarten Elementen; ich bin denselben vielfach nachgegangen, habe aber niemals mit Sicherheit feststellen können, daß es Muskeln waren, sondern sie für Nerven oder Tracheen halten zu müssen geglaubt.

Eine besondere Schwierigkeit trat durch die Notwendigkeit zutage, die nach Schnittbildern gewonnene Anschauung der anatomischen Verhältnisse des ersten Stadiums mit einer Darstellung vergleichen zu müssen, welche aus den Ergebnissen der freihändigen Präparation unter stellenweiser, dem Bedarf entspringender, nicht systematischer Hinzuziehung der mikroskopischen Untersuchung an Schnittbildern (vgl. 1905, S. 363 d) gewonnen war. Es stellte sich nämlich dabei heraus, daß die makroskopische Untersuchung bei aller Genauigkeit für eine Vergleichsgrundlage mit dem ersten Stadium nicht ausreichen kann, indem im ersten Stadium eine Anzahl neuer Muskeln aufgefunden wurden, aus deren Verhalten schon im ersten Stadium zu vermuten war, daß sie in der Imago nicht fehlen würden: Es fanden sich in der Tat durch die mikroskopische Nachuntersuchung an der Imago diese im ersten Stadium aufgefundenen Muskeln vor, allerdings meist in einem derart rückgebildeten Zustande, daß sie nur durch die mikroskopische Untersuchung zum Teil erst bei Anwendung starker Vergrößerungen aufgefunden werden können. Auch wurden in der Imago 1905 wenige mit andern zusammengedrängt verlaufende kleinere Muskeln übersehen. Es muß demnach der Grundsatz gelten, daß die Ergebnisse einer freihändigen Präparation nur dann als vollständig und gesichert angesehen werden können, wenn sie durch die mikroskopische Nachuntersuchung ergänzt worden sind.

Eine weitere Schwierigkeit trat bei der Vergleichung des ersten Stadiums mit der Imago dadurch hervor, daß in einer zweiten Hinsicht der von der Imago beschriebene Tatbestand nicht ausreichend ist: Denn es liegt im Wesen der vergleichenden Methodik auf Einzelheiten hinsichtlich der Form und Beschaffenheit eingehen zu müssen, die bei der Alleinbetrachtung der Organe unwesentlich erscheinen.

Außerdem berücksichtigt die mikroskopische Untersuchung an sich von vornherein Einzelheiten, die dem makroskopischen Verfahren nicht zugänglich sind. Kurz gesagt, es wurde infolge der Vergleichsnotwendigkeit der beiden Stadien eine Nachuntersuchung der bereits 1905 benutzten Imaginalschnittserien dadurch erforderlich, daß die Befunde am ersten Stadium eine notwendige Ergänzung an der Imago verlangten, Untersuchungen, die sich auch auf die freihändige Nachpräparation erstreckten. Auf diese Weise wurde die Reihe imaginaler Muskeln in der Beschreibung vervollständigt, besonders hinsichtlich der Teilfaserbildung, ihrer relativen und absoluten Größen. Anderseits konnten die 1905 erhaltenen Ergebnisse noch mehr bestätigt werden; auch erbrachten sie neue Beiträge über Unregelmäßigkeiten im Auftreten von Muskeln.

Aus allen diesen Notwendigkeiten heraus ist die Grundlage vorliegender Untersuchungen umfangreich geworden; die erhaltenen Ergebnisse aber sind dafür um so sicherer.

Form und Beschaffenheit der Muskeln.

Von weiteren, bei dem Studium der Muskulatur besonders auch im ersten Stadium zu beachtenden Gesichtspunkten war bereits 1905 bei der Darstellung der Imago auf S. 364 die Rede, auf welche ich ausdrücklich zurückverweise. Im Anschluß daran ist aber folgendes noch zu betonen:

Was die Unterscheidung von Muskeln und Teilmuskeln anbelangt, so ist es unmöglich, einen Grundsatz für das Unterscheidungsverfahren anzugeben (S. 604), die Unterschiede im Auftreten der Teilmuskeln sind graduelle. Ob man nun einem Muskel durch eine Eigenbenennung eine ausgezeichnete Stellung anweisen will oder nicht, richtet sich nach dem Grade der Entfernung der Muskeln voneinander, nach dem Grad der Bedeutung der mit diesen Muskeln verbundenen Teilmechanismen, nach der Stellung dieser Muskeln im allgemeinen morphologischen Zusammenhang und nach ihrem entwicklungsgeschichtlichen Verhalten in den Stadien. Trotzdem bleiben die Unterscheidungen mit einer gewissen Willkür verbunden. Ich habe in dieser Hinsicht Inkonsequenzen nicht ganz vermeiden können, hauptsächlich deshalb, weil ich — um nicht zu viel zu ändern und um die Vergleichsmöglichkeit mit den 1905 gegebenen Abbildungen und Tabellen aufrecht zu erhalten — an die Darstellung der Imago gebunden war und so nicht alle Folgerichtigkeiten, deren Durchführung die Befunde speziell am ersten Stadium nahe legten, durchführen konnte. Solche Inkonsequenzen sind z. B.

die Art der Darstellung der ventralen Längsmuskulatur im Abdomen, die Zählung der vorderen Dorsoventralmuskulatur in den Thoracalsegmenten *dvm6* u. 1, *ldvm4* u. *1* (vgl. Bd. CI, Tabelle S. 583). Anderseits betrachte ich z. B. die Teilmuskeln der dorsalen Längsmuskeln *Odlm5a* u. *b* (166) und der *Odlm1α—γ* als durchaus zusammengehörig und ich verweise auf die Darstellung der thoracalen dorsalen Längsmuskulatur, besonders auf die seitlich-dorsalen *dlm3* im Prothorax (128, 129) als ein Beispiel dafür, wie ich mir solche Erwägungen über die Beurteilung von Teilmuskeln durchgeführt denke. Unter diesem Gesichtspunkte haben also die Angaben über die Zahl der Muskeln in den einzelnen Segmenten keinen absoluten Wert, wie auch an den betreffenden Stellen besonders hervorgehoben ist.

Über Größenverhältnisse und Maße bei Muskeln.

Das Wesen der Vergleichung zweier Stadien und die Beurteilung des Verhaltens der Muskeln in diesen erfordert besonders ein näheres Eingehen auf die relativen Größenverhältnisse der Muskeln, wobei zwischen relativen und absoluten Massen zu unterscheiden ist. Im Anschluß an meine Bemerkungen hierüber 1904, S. 364, Abschnitt e und an das von Dürken befolgte Verfahren (vgl. Dürken, S. 462, 1907) sei darauf hingewiesen, daß innerhalb eines Individuums die Abnahme absoluter Maße bei der Möglichkeit ungleicher, nicht näher verfolgbarer Kontraktionszustände zwar immerhin bedingt, aber doch erreichbar scheint; ich betrachte daher die 1905 von mir und 1907 noch umfangreicher von Dürken gemachten Angaben vorerst als ausreichend für die Betrachtung eines Individuums, ungeachtet der Möglichkeit, noch genauere Ergebnisse hierüber erhalten zu können, als sie von Dürken durch die Aufstellung von Größenklassen angebahnt wurden.

Anders und viel schwieriger liegt die Sache bei dem Vergleich zweier Stadien von ganz verschiedenen Größen und Alterszuständen: Hier scheint die Erreichbarkeit einer absoluten Vergleichsgrundlage nicht möglich. Bei der Betrachtung der abdominalen Muskulatur S. 643ff., habe ich einen Versuch in dieser Richtung gemacht und näher begründet. Aber es sei auch schon hier als Einschränkung gesagt, daß die ungleichen Kontraktionszustände, ungleiche individuelle Ernährungsverhältnisse der Muskeln, ferner die Altersunterschiede hinsichtlich der verschiedenen Zustände innerhalb eines Stadiums den Wert von Messungen an sich bereits einschränken für je ein Individuum desselben Stadiums, noch mehr aber bei einem Vergleich zweier Stadien die Fehlerquelle vergrößern.

Eine andre Maßgrundlage als das Skelet ist nicht gegeben, am wenigsten innerhalb der Muskulatur selbst: Denn wie will man sonst beweisen, daß ein Muskel bei gleichen Aufgaben in allen Stadien eine der Körpergrößenzunahme proportionale Größenzunahme erfährt, die man für ihn theoretisch wohl voraussetzen möchte? ich meine z. B. den vorderen und hinteren medialen Dorsoventralmuskel *dvm6* und *dvm2*, Muskeln, die ich als relative Vergleichsgrundlage bei der Größenbeurteilung andrer Muskeln oft herangezogen habe. Die Berechnung und tabellarische Zusammenstellung von Maßzahlen an Muskeln hat also nur dort Wert, wo größere Unterschiede in den Zahlenwerten sich geltend machen. Als erreichbar kann man bei einem Vergleich des ersten Stadiums mit der Imago zunächst eine reihenweise Aufzählung nach Größenstufen für je eines dieser Stadien betrachten; der Vergleich beider Reihen selbst ist nicht exakt genug durchzuführen und unterstützt nur das Urteil in allgemeiner Hinsicht. In diesem Sinne sei auf die tabellarische Übersicht der abdominalen Muskulatur verwiesen.

Ich habe die Absicht, ohne Angabe einzelner Maße diese Übersicht wenigstens für das erste Stadium später zusammenzustellen auch im Sinne der DÜRKENschen Größenklassen. Vorerst habe ich mich begnügt, die Größenverhältnisse dort durchzuführen, wo sie mit Sicherheit gesehen werden konnten und wo sie ein besonderes Interesse boten.

Immerhin haben auch diese unvollkommenen Angaben bereits zu Ergebnissen geführt, welche die große Bedeutung derartiger Betrachtungen für die Beurteilung der für die einzelnen Stadien charakteristischen kinematischen Zustände und der in dieser Hinsicht eintretenden Veränderungen während der nachembryonalen Metamorphose dartun und welche für die morphologische Auffassung von Bedeutung sind.

e. Einteilung des Stoffes.

Hinsichtlich der Einteilung des Stoffes sei auf die Einführung in das Thema bei der Besprechung der Imago, S. 365, 1905, verwiesen, da die Reihenfolge der Untersuchungen sich eng an die Darstellung für die Imago anschließt.

Ein erster Abschnitt I gibt eine Übersicht über die allgemeinen Zusammenhänge, innerhalb derer die Betrachtung des Skelettes und der Muskeln stattfindet; sie enthält daher Angaben über die Stadien und die innerhalb derselben zu beachtenden Erscheinungen.

Der Abschnitt II enthält Vorbemerkungen über das Skelet entsprechend der 1905 im I. Teil gegebenen Darstellung des Skelettes.

Mit dem Abschnitt III beginnt sodann die eigentliche Untersuchung, deren Verlauf an die 1905 befolgte Einteilung im wesentlichen anknüpft: Bei den Einzelbeschreibungen ist außer allen näheren brauchbaren Angaben auch über das Skelet und über die Funktion der Muskeln bereits die Vergleichung mit der Imago im einzelnen durchgeführt, so daß die Zusammenfassungen über die einzelnen Muskelkategorien und über die Segmente durch die Voraussetzung der Vergleichung entlastet werden.

Den Einzelbeschreibungen folgt in der gleichen Weise eine statistische Zusammenstellung der durch den Vergleich erhaltenen Ergebnisse.

Die Zusammenfassungen enden mit der einheitlichen begrifflichen Auffassung des betreffenden Segmentes auch im Vergleich mit den übrigen, so daß in der Übersicht in den Schlußabschnitten die erörterten Ergebnisse nur noch zusammengefaßt werden. Besondere morphologische und kinematische Darstellungen sind im Anschluß an die einzelnen Segmente gegeben worden.

B. Spezielles.

I. Einleitung.

(Allgemeine Übersicht über das Untersuchungsobjekt).

Wenn der dem Ei entschlüpfende Embryo die Eischale gesprengt hat und sich aus seiner »Embryonallage« zu befreien sucht, so hat er eine zweite, anscheinend viel schwerere Arbeit zu verrichten: Er muß eine erste echte Häutung durchmachen, er muß eine feine zarte Chitincuticula abstreifen, welche in allen Einzelheiten die Formen des fertig ausgebildeten Embryo wiederholt. Diese Cuticula ist auf der von mir bei der Darstellung der Imago 1905 gegebenen Textfig. 8, S. 455, an einem aus der Eischale herauspräparierten Embryo in Embryonallage zu sehen und gleichzeitig auch von J. Vosseler, auf dessen Abhandlungen[1] ich mich vielfach beziehen werde, im Zusammenhange der nachembryonalen Metamorphose der Wanderheuschrecke besprochen und 1905, Taf. XII, Fig. 5—7, dargestellt; vgl. auch die Vorgänge des Kriechens durch Erdritzen in dieser Haut, 1905, S. 304. Diese Chitincuticula der Embryonallage, die Embryonalhaut oder das Embryonalhäutchen, das »Amnion« oder »Amnios« der Autoren (vgl. VOSSELER, S. 304ff, 1905) hält als eine Cuticula des Übergangszustandes des Stadium 1 den Embryo in seiner Embryonallage fest umschlossen und stellt den nachembryonalen Gliederstellungen ein vollkommenes Hindernis entgegen. In der äußeren Form unterscheidet sich diese Embryonalhaut besonders durch die große Ausdehnung der Nackenhaut *R* (vgl. bei *Gryllus*, 1905, Textfig. 8), welche sich zwischen dem Prothorax und dem in der Embryonallage stark abwärtsgebeugten, der Unterseite des Tieres angedrückten Kopf *C* befindet. Eingehende Untersuchungen über die histologische Beschaffenheit dieses Embryonalhäutchens habe ich nicht angestellt; ich gedenke später darauf zurückzukommen und verweise auf die Angaben VOSSELERS 1905, S. 305, dessen Angaben für die Grille zutreffen.

---

[1] 1905. Die Wanderheuschrecken in Usambara. Berichte über Land- und Forstwirtschaft in Deutsch-Ostafrika. Bd. II. Hft. 6.

1908. Die Gattung *Myrmecophana* Brunner. Zoologische Jahrbücher, Abt. Syst. Bd. XXVII. Hft. 2.

Vgl. auch: 1890. J. Kunckel d'Herculais: Mécanisme physiologique de l'éclosion, des mues et de la métamorphose chez les Insectes orthoptères de la famille des Acridides. Compt. rendus, Acad. sc. Paris. T. CX. p. 657. — Auch in Annales de la société entomologique de France. Sér. 6. T. X. 1890. p. XXXVII.

Dieser für das junge Tier nach meinen zahlreich angestellten Beobachtungen anscheinend besonders anstrengende Häutungsprozeß, geschieht unter der Entfaltung einer großen Summe von Muskelkraft, deren Wirkungen nicht nur auf die Befreiung des Tieres aus seiner ersten Chitinhaut, sondern auch auf die Herstellung der normalen Lage der Körperteile zueinander, auf die Herstellung der Normallage des Tieres gerichtet sind. Denn die Körperform der Embryonen in der Embryonallage weicht von der Form in der Normallage auffallend ab, hinsichtlich der Lagebeziehungen der Teile sowohl, wie auch hinsichtlich der Proportionen. Da ich gleiches, wie es VOSSELER für die Wanderheuschrecke beschrieb, auch für die Grille festgestellt hatte, so verweise ich wiederum auf jene Darstellung (vgl. VOSSELER 1905, S. 310, Taf. XII, Fig. 8) und hebe noch einmal den Gegensatz hervor, welcher in der schlanken Form mit dem kleinen herabgebogenen Kopf und dem unverhältnismäßig großen Hinterleib des embryonalen Tieres in der Embryonallage besteht, gegenüber der gedrungenen Körperform in der Normallage mit dem Mißverhältnis zwischen dem kleinen Abdomen einerseits, dem großen, unter das Halsschild zurückgezogenen Kopf und den großen Extremitäten anderseits.

Es wird sich zeigen, daß zum Zwecke der Befreiung des Tieres aus der Embryonalhaut und zur Herstellung der Normallage eine spezielle Muskulatur vom Eistadium her in das erste Stadium übernommen wird und nach Vollendung dieser Aufgabe teils völlig zugrunde geht, teils stark rückgebildet wird;

es wird sich zeigen, daß eine Anzahl von Muskeln nicht nur imstande ist, die gewaltsamen Vorgänge des Befreiungsaktes zu vermitteln, sondern auch die Teile, welche in der Embryonallage andre Lagebeziehungen als in der Normallage aufweisen, einander zu nähern. Sie besitzen in letzterer Hinsicht eine ähnliche Aufgabe, wie eine Reihe andrer Muskeln, welche anscheinend eigens dem Zwecke dienen, bei den gewaltsamen Deformationen, welche das junge Tier bei dem Schlüpfen aus der Embryonalhaut erleidet (vgl. Vosseler 1905, S. 308), Lagebeziehungen von Körperteilen zueinander zu sichern, die andernfalls bei den gewaltigen Pressungen durch die abdominale Dorsoventralmuskulatur zerstört würden.

Manche der von mir schon seit 1901 aufgezogenen jungen Tiere sind in dieser ersten Chitinhaut, die in der Regel bei dem Schlüpfen aus der Eischale in dieser zurückbleibt, stecken geblieben und auf diese Weise — vielleicht ist dies auf den Zustand der Gefangenschaft mit ihren veränderten Bedingungen zurückzuführen — zugrunde gegangen. Die besonderen Schwierigkeiten gerade bei dieser Embryonalhäutung gegenüber den späteren Häutungen möchte ich vorweg noch ganz besonders hervorheben, da ich mich in der folgenden Darstellung vielfach darauf beziehen muß. Ich verweise wiederum auf Vosseler, S. 306, Abs. 2 und vereinige dessen Angaben mit meinen Anschauungen folgendermaßen: Kinematische Beziehungen, welche das Auftreten spezieller Muskeln, die besonders kräftige Ausbildung einer Anzahl von Muskeln rechtfertigen und einen Unterschied der Embryonalhäutung gegenüber den späteren Häutungen bedingen, bestehen in der Notwendigkeit, die Lage der Teile, besonders der Beine, vor der Häutung zu ändern, um das Abstreifen der Embryonalhaut überhaupt zu ermöglichen; sie beruhen ferner auf dem speziellen Mechanismus der Nackenblase, ferner auf der Unmöglichkeit, äußere Hilfsmittel bei der Häutung benutzen zu können, z. B. Anklammern an Gegenstände, schließlich in der Notwendigkeit, die normalen Lagebeziehungen der Teile zueinander während der Häutung zu sichern und nach derselben herzustellen.

Nachdem die Tiere aber einmal die Cuticula der Embryonallage, die Embryonalhaut abgestreift haben, wird die Cuticula des Normalzustandes, die eigentliche Cuticula des ersten Stadiums, d. h. die zweite Larvenhaut des ersten Stadiums frei; als echte Larvenformen beginnen die jungen Tiere unter Ausfärbung ihre normale Tätigkeit.

Es müssen nunmehr die einzelnen Abschnitte der geschilderten Vorgänge schärfer begrenzt und mit den bisher bestehenden Anschauungen in Einklang gebracht werden. Zuletzt hat VOSSELER 1908 l. c. S. 167, versucht, diese einzelnen Abschnitte begrifflich festzulegen; durch die vorliegende Untersuchung jedoch ist eine noch genauere Unterscheidung der einzelnen Zustände möglich geworden.

VOSSELER zieht mit Recht die Folgerung, daß der Embryo, gleichviel ob er noch vom Embryonalhäutchen umschlossen ist oder nicht, von dem Zeitpunkte ab als erstes postembryonales oder larvales Stadium zu bezeichnen sei, sobald er die Eischale verlassen habe.

Es will mir scheinen, daß an dieser begrifflichen Festlegung des Embryonalstadiums auch aus Rücksicht auf die gebräuchliche Anwendung des Begriffes Embryo bei allen andern Tiergruppen unbedingt festgehalten werden muß; auch dann, wenn man sagen könnte: das Embryonalstadium endet erst mit der Ablage des Embryonalhäutchens und unterscheidet sich derart als morphologischer Begriff von dem mehr topographischen Begriffe Embryo, dem noch unentwickelten Tiere innerhalb der Eischale. Anderseits aber zog VOSSELER nicht die Folgerung, den längeren oder kürzeren Zeitabschnitt nach dem Verlassen der Eischale bis zur Befreiung aus dem Embryonalhäutchen als das Stadium 1 und das darauf folgende, bisher stets als erstes geführte Stadium als das zweite Larvenstadium zu bezeichnen. Er stellt vielmehr das vom Embryonalhäutchen umschlossene Stadium nach dem Vorgange KÜNKELS als kriechende Larve des ersten Stadiums der springenden Larve des ersten Stadiums gegenüber, welche vom Embryonalhäutchen befreit ist und als das erste springende Stadium benannt wird (VOSSELER 1908, S. 169).

Auch dem möchte ich mich fernerhin anschließen: Denn einerseits entsprechen Entstehungsart, Bau, Funktion und biologische Bedeutung der ersten zarten Larvenhaut, dieses Embryonalhäutchens, nicht den späteren cuticularen Bildungen, deren Ablage die einzelnen nachembryonalen Stadien voneinander trennt; es sind ungleichwertige Bildungen. Das Embryonalhäutchen steht vielmehr als eine gut charakterisierte embryonale Cuticula, als ein Embryonalorgan in Beziehung zu bestimmten Vorgängen des embryonalen Lebens, welche dem Tier erst zum nachembryonalen Leben verhelfen, die Zeitdauer des vom Embryonalhäutchen umschlossenen Zustandes ist viel zu sehr vorübergehend und unbedeutend, als daß ihm die Bedeutung eines besonderen Stadiums zukäme. Anderseits würde es mißlich sein, durch die Umbezeichnung des stets bisher als erstes beschriebenen Stadiums als ein zweites eine tiefgreifende Änderung anzubahnen, welche durch ihre folgerichtige Übertragung auf die andern

Insekten in Widerspruch zu dem historischen Anrecht der bisherigen Literatur treten würde.

Der vom Embryonalhäutchen umschlossene Zustand, welcher also einerseits nicht mehr als Embryo, anderseits noch nicht als echtes erstes Stadium bezeichnet werden kann, ist ein vorübergehender Zustand, ein Übergangszustand, den man dem ersten Stadium angliedern bzw. voranstellen muß. Es folgt demnach in der bisherigen Weise auf das Embryonalstadium unmittelbar das erste postembryonale, das erste larvale Stadium, dessen erster Abschnitt als a) der Übergangszustand des Stadium 1 zu gelten hat. Dieser Übergangszustand zerfällt wiederum in zwei Abschnitte, 1) in den von der Embryonalhaut umschlossenen Embryonalzustand des Stadium 1, d. h. den embryonalen Übergangszustand des Stadium 1, sodann 2) in den von der Embryonalhaut befreiten nachembryonalen Übergangszustand des Stadium 1, den frühen Larvenzustand des Stadium 1.

In den folgenden Beschreibungen, welche sich hauptsächlich auf den nachembryonalen Übergangszustand beziehen, machte ich also eine grundsätzliche Unterscheidung zwischen diesem frühen, jüngeren nachembryonalen Larvenzustande *a,2* des ersten Stadiums, in welchem die Larve zwar schon von der Embryonalhaut befreit ist, sich aber noch nicht in völlig normalem Zustande befindet, von einem späteren, älteren Zustande *b*, dem späten Larvenzustande des Stadium 1, welcher etwa mit dem Zeitpunkt beginnt, in welchem das Chitin der Larve ausgefärbt und erhärtet ist.

Muß man einerseits das Tier, solange es sich in der Embryonalhaut befindet, als einen echten Embryonalzustand — wenn auch nicht als Embryonalstadium — bezeichnen, so tritt es nach Ablage dieser Haut in den Larvenzustand des ersten Stadiums.

Der jüngere Zustand *a,2* nun, in welchem sich die Larve des ersten Stadiums nach der Ablage der Embryonalhaut bis zu seiner endgültigen Erhärtung und Ausfärbung befindet, ein Zustand, mit dessen Beginn das junge Tier noch im Besitze einer embryonalen Muskulatur, einer Übergangsmuskulatur ist, d. i. der nachembryonale Übergangszustand der Larve im ersten Stadium ist dadurch charakterisiert, daß sich in ihm jene inneren Umwandlungsvorgänge der Muskulatur vollziehen, welche mit dem Untergange sämtlicher embryonaler Muskeln und Muskelkategorien beginnen und welche eine Zeit erheblicher Massenumlagerungen innerhalb der lebenden Substanz bedeuten. Diese Vorgänge, bei denen die abdominalen segmentalen Oenocytengruppen eine wesentliche Rolle spielen (vgl. S. 649 und 695) und welche nach ihrer physiologischen und histologischen Seite einer neuen besonderen Untersuchung bedürfen, sind nach ihrer morpho-kinematischen Bedeutung an den Schnittserien Nr. 5—10, S. 609ff, untersucht worden. Bei dem Vergleich der abdominalen Querschnittserien, Textfig. 1—27, S. 645—685, kann man das Ergebnis der erfolgten Umlagerungen im Normalzustande gegenüber dem Übergangszustande an dem Umfange der Querschnitte abschätzen.

Den älteren Zustand *b* des äußerlich fertig ausgebildeten Tieres im ersten Stadium, den späten Larvenzustand mit der Normallage der erhärteten und ausgefärbten Skeletteile, in welchem dem imaginalen Befunde angenäherte Verhältnisse in der Muskelverteilung vorherrschen, bezeichne ich als den Normalzustand der Larve im ersten Stadium, gleichviel ob noch geringe Restbestände der embryonalen Muskulatur vorhanden sind oder nicht; denn die Rückbildung der Muskeln erfolgt im Vergleich zueinander und insgesamt individuell anscheinend mit ungleicher Schnelligkeit und mag von individuellen physiologischen Umständen abhängig sein. Die äußeren Unterschiede beider Zustände sind bereits genannt worden.

Der Übergang zwischen beiden Zuständen, deren Grenze demnach zeitlich nicht scharf ist, ist infolge der besonderen Schnelligkeit, mit welcher einige Muskeln zugrunde gehen, ziemlich schroff; äußerlich vollzieht er sich in wenigen Stunden, innerlich in etwa 2 Tagen, worüber aber noch nähere Untersuchungen angestellt werden müssen.

Eine ähnliche Unterscheidung trifft für das Imaginalstadium zu, jedoch sind die Unterschiede hinsichtlich der Muskulatur sehr gering. Ganz allgemein bezeichne ich also als den Übergangszustand eines Stadiums jenen Zustand, in welchem die Chitinteile noch weich, nicht ausgefärbt und die inneren Entwicklungsprozesse noch nicht zu Ende geführt sind.

Es ist im Vergleich mit der Grille von Interesse, auf die Angaben Vosselers, S. 322, Abs. 2ff und S. 325, Abs. 3, hinzuweisen, nach denen sich bei der Wanderheuschrecke der Übergangszustand des Imaginalstadiums als besonders charakteristisch erweist und (vgl. Taf. XIII, Fig. 6 u. 7 gegenüber Fig. 8) sich als Zustand der Rosa- oder Braunfärbung gegenüber dem reifen Zustande der Gelbfärbung unterscheiden läßt.

Ohne meinen späteren Veröffentlichungen über die Entwicklung der nachembryonalen Stadien der Grille, deren Zahl etwa 14 beträgt, vorzugreifen, bezeichne ich das junge Stadium, welches durch das Ausschlüpfen aus dem Ei hervorgeht, als das erste nachembryonale Stadium, mit der Unterscheidung eines zweifachen Übergangszustandes *a,1* und *a,2* vom Normalzustande *b*.

Die nachfolgende Übersicht faßt meine Ergebnisse über diesen Gegenstand mit denen der Autoren zusammen.

Das Embryonalstadium.

Der Embryo, von der Eischale und der ersten Larvenhaut, dem Embryonalhäutchen, »Amnion« der Autoren eingeschlossen.

Das erste nachembryonale Stadium, das Stadium 1.

Es umfaßt den Zeitraum nach Verlassen der Eischale bis zur ersten echten larvalen Häutung, d. h. bis zum Abwerfen der Cuticula des Normalzustandes des Stadium 1, d. i. der zweiten Larvenhaut des Stadium 1.

a. Der Übergangszustand zum Stadium 1.

1. Embryonaler Übergangszustand zum Stadium 1 oder Embryonalzustand des Stadium 1.

= »erstes postembryonales oder larvales Stadium«, VOSSELER 1907;

= »kriechende Larve«, KÜNKEL D'HERCULAIS 1890. Deshalb auch als kriechender Übergangszustand des Stadium 1 zu bezeichnen.

Das von der Eischale befreite Tier in Embryonallage, larvales Stadium von embryonalem Charakter; es umfaßt den Zeitraum vom Schlüpfen aus dem Ei bis zur Embryonalhäutung, zur Befreiung aus dem Embryonalhäutchen, der Embryonalhülle, der Embryonalhaut = dem »Amnion« (Amnios) der Autoren = der Cuticula des Übergangszustandes des Stadium 1 = der ersten Larvenhaut (Exuvie) des Stadium 1. Der Mechanismus der Embryonalkinematik ist völlig erhalten.

Der Zustand kann auch als Übergangszustand des Embryonalstadiums aufgefaßt werden, wenn man der Embryonalhäutung eine den übrigen postembryonalen Häutungen homodyname Bedeutung beimißt.

Die Dauer des Zustandes kann groß sein wie bei der Wanderheuschrecke *Schistocerca*, oder auf das äußerste beschränkt sein wie bei *Gryllus*, bei dem annähernden Zusammenfall der Grenzvorgänge.

2. Nachembryonaler Übergangszustand des Stadium 1 oder früher, d. h. im Übergangszustand befindlicher Larvenzustand

des Stadium 1; d. i. jüngerer, d. h. früher nachembryonaler Larvenzustand des Stadium 1

= »das erste springende Stadium«, Vosseler 1907;
= »springende Larve«, Künkel d'Herculais 1890. Deshalb auch als springender Übergangszustand des Stadium 1 zu bezeichnen.

Das von der Eischale und von dem Embryonalhäutchen befreite, von der noch weichen und unausgefärbten Cuticula des Normalzustandes umschlossene Tier mit Normallage der Teile als larvales Stadium ohne embryonalen, sondern von echt larvalem Charakter. Der Zustand umfaßt einen kurzen Zeitraum nach der Ablage der Embryonalhaut bis zur Erhärtung des Chitins der Cuticula vom Normalzustande des Stadium 1 = der zweiten Larvenhaut (Exuvie) des Stadium 1. Durchgreifende innere und äußere Umgestaltungen durch physiologische Massenumlagerung, Veränderung der Proportionen, Ausfärbung und Erhärtung.

Der Mechanismus der Embryonalkinematik geht zugrunde.

b. Der Normalzustand des Stadium 1

oder: später, d. h. im Normalzustand befindlicher Larvenzustand des Stadium 1; d. i. älterer, d. h. später nachembryonaler Larvenzustand des Stadium 1.

= »das erste springende Stadium«, Vosseler 1907;
= »springende Larve« usw. wie vorher unter 2.

Die normale, von der Cuticula des Normalzustandes umschlossene, erhärtete und ausgefärbte Larve des Stadium 1 bis zur zweiten Häutung, der ersten echten larvalen Häutung, d. h. bis zum Abwerfen der zweiten Larvenhaut des Stadium 1 und dem Eintritt in das Stadium 2.

Es handelt sich in den nun folgenden Untersuchungen zunächst ausschließlich um die im ersten Stadium vorliegenden Verhältnisse und deren Vergleichung mit der Imago im Übergangszustande (vgl. die Schnittserien) und im Normalzustande (bei freihändiger Präparation). Das noch von der Eischale eingeschlossene Vorstadium des Embryo ist nicht eingehend, sondern nur aushilfsweise untersucht worden, da die Endprozesse der inneren Entwicklung noch unverkümmert in den Befunden am Übergangszustand des ersten Stadiums vorliegen; jedoch wurden gelegentlich die bereits in jenem gemachten Erfahrungen je nach ihrer Bedeutung für die folgenden Untersuchungen verwertet. Es bedarf jedoch noch besonderer Feststellung, welchen Entwicklungsgang die bei dem Schlüpfen des Embryo schon so sehr hoch differenzierte Muskulatur genommen hat und welche morphologischen Deutungen sich daran knüpfen. Anderseits müßte untersucht werden, innerhalb welcher Zeit und unter welchen histogenetischen Umständen die Übergangsmuskulatur zugrunde geht oder rückgebildet wird. Beobachtungen über das histologische Verhalten der Muskeln aber habe ich nur im allgemeinen angefügt, sie gehen zunächst über die Erfordernisse einer topographisch-anatomischen Untersuchung nicht hinaus.

II. Das Skelet.

(Als Vorbemerkung zur Muskulatur.)[1]

Die Ausbildung des Chitinskelettes im ersten Stadium stimmt mit der in der Imago in allen jenen Bezirken völlig überein, welche nach dem Eintritt des Tieres in den Normalzustand einer der imaginalen Muskulatur gleiche Ausbildung und Verteilung der Muskeln aufweisen. Es ist demnach zunächst zwischen Veränderungen zu unterscheiden, welche sich im Zusammenhang mit der Muskulatur bis zur Vollendung des Normalzustandes des Stadium 1 einstellen, und solchen, welche als charakteristische Unterschiede zwischen einem Normalzustand des ersten Stadiums und der Imago sich im Verlaufe der nachembryonalen Metamorphose vollziehen.

Dementsprechend weicht der Übergangszustand des ersten Stadiums im besonderen, hinsichtlich der Ausgestaltung der Nackenregion, und des Pronotum von der Imago ab und außerdem noch in jenen Merkmalen, welche den Normalzustand des Stadium 1 von der Imago unterscheiden. Der Normalzustand des Stadium 1 aber, in welchem die imaginale Ausgestaltung des Pronotum vom Übergangszustande her zwar angenähert, aber allerdings noch nicht ganz beendet ist, unterscheidet sich — also abgesehen von der endgültigen Ausgestaltung des Pronotum — durch folgende Merkmale von der Imago.

Das Skelet im Normalzustand des 1. Stadiums im Vergleich mit der Imago.

Die tergale Region.

Während in der Imago mit dem Auftreten der Flügel die tergalen Bezirke in den flügeltragenden Segmenten der Flügelmechanik gerecht werden und unter Trennung segmental-kinematischer Vorgänge — eben der Flügelbewegung — von intersegmental-kinematischen Vorgängen — anknüpfend an die dorsale Längsmuskulatur — umgestaltet werden, gleichen im 1. Stadium die Tergalplatten der flügeltragenden Segmente den abdominalen tergalen Platten durch ihre gleichförmige platte Ausbildung, welche weder eine Gliederung zeigt, noch auf Grund einer groben Felderung oder endoskelettaler Bildungen eine Regioneinteilung zuläßt. Feinere Einzelheiten der Chitinisierung, deren Beschreibung im Rahmen der vorliegenden Untersuchung zu weit führen würde und nicht verwertet werden könnte, übergehe ich.

---

[1] Eine eingehende Skeletbetrachtung unter Berücksichtigung histologischer und anderer Einzelheiten bleibt vorbehalten.

Alle drei Thoracaltergite sind gleich den abdominalen in gleicher Weise durch eine Reihe am Hinterrande in bestimmter Anordnung auftretender, in ihren Größenverhältnissen gesetzmäßig wechselnder Borsten ausgezeichnet; die Gleichförmigkeit des Segmentes in der tergalen Region erstreckt sich in gewisser Weise auch auf die Maßverhältnisse, in welchen jedoch schon Abweichungen von der Imago auftreten. Man bemerkt nämlich eine allmähliche, gleichmäßig abgestufte Abnahme der Längenausdehnung der Tergite in der Richtung von vorn nach hinten.

Das Pronotum, welches die breiteste und längste der tergalen Platten ist und seitlich tief hinabreicht, ist dem imaginalen Befunde schon ziemlich ähnlich ausgestaltet; die sehr geringen Abweichungen in der Umrandung übergehe ich.

Die darauf einander folgenden Segmente sind nach hinten fortschreitend kürzer, so daß das Mesonotum — in der Imago das kürzeste Tergit — hier das längste ist und das Metanotum an Länge beträchtlich übertrifft. Das nachfolgende völlig freie erste Abdominaltergit ist wiederum kürzer als das Metanotum usw.

Es tritt also in der Reihenfolge der Segmente eine graduelle Abstufung nach hinten oder wenn man will nach vorn hervor, welche dem Mesothorax eine verwandtschaftliche Stellung zum Prothorax anweist, eine Verwandtschaft, welche sich auch in der Muskulatur im Stadium 1 (vgl. Bd. CI, S. 449 u. 465f.) zeigen wird.

Hiermit kommt man auf die Unterschiede, welche in der Ausbildung der tergalen Bezirke innerhalb des ersten Stadiums zwischen den einzelnen Segmenten bestehen, zu sprechen.

Der Prothorax zeichnet sich besonders am Vorderrande vor allen andern Segmenten durch einen dem imaginalen ähnlichen Borstenbesatz aus.

Bei einem Vergleiche der Quermaße der tergalen Skeletplatten tritt das Pronotum neben den Abdominaltergiten vom dritten Abdominalsegment an durch seine bedeutende Breitenentwicklung hervor, gegenüber dem Mesonotum, dem Metanotum und dem ersten Abdominaltergit, von denen das Mesonotum am schmalsten, das Metanotum am breitesten ist. Die tergalen Skeletplatten der später flügeltragenden Segmente zeigen also hinsichtlich ihrer lateralen Ausdehnung einen zwar merklichen, am wenigsten aber den abdominalen Tergiten gegenüber einen unvermittelten oder gar prinzipiellen Gegensatz: Ihrer Lagenhöhe nach entsprechen die Seitenteile der thoracalen und abdominalen Tergite einander durchaus, wobei das Pronotum noch eine besondere laterale Ausdehnung besitzt, die flügeltragenden Segmente und das erste Abdominalsegment hingegen von der Seite betrachtet in der Querausdehnung der Tergite etwas kürzer erscheinen.

In der seitlichen Begrenzung dieser Tergalplatten treten größere Unterschiede der Thoracaltergite einerseits, der abdominalen Tergalplatten anderseits hervor.

Die Tergalplatten der Abdominalsegmente stimmen mit den imaginalen auch dadurch überein, daß sie in zwar kenntlicher Weise, jedoch nicht scharf begrenzt, in die Flankenhaut übergehen, welche unter dem Seitenrande der Tergite wulstartig vortritt. Die Stärke der Chitinisierung und die ihr hier im tergalen Bezirke entsprechende dunkle, braune Färbung der Skeletteile gehen schnell, aber allmählich in die farblose und feinhäutige Beschaffenheit der Flankenhaut über, ohne daß eine Faltenbildung etwa nach Art eines tergalen Seitenlappens den Übergang kenntlich macht.

Anders ist es gegenüber den Abdominaltergiten bei dem in der Querrichtung seitlich verlängerten Pronotum und dem seitlich verkürzten Meso- und Metanotum. Hier sind die topographisch tergalen Platten durch eine seitliche Duplikatur gegen die im Prothorax rückgebildete, in den flügeltragenden Segmenten gleichwie in der Imago hochentwickelte thoracale Seitenwand, die sogenannte »pleurale« Region, gegen die »Pleura« (topographische Bezeichnung), abgegrenzt. Diese Seitenlappenbildungen treten im Prothorax in einer der imaginalen angenäherten Form auf. Im Meso- und Metanotum aber sind sie gleichmäßiger und stärker gerundet als im Prothorax und reichen, indem sie in einer beträchtlichen freien Strecke den oberen Teil der thoracalen Seitenwand bedecken, seitlich herab.

Ein Vergleich von Querschnittbildern zeigt, daß diese Seitenlappenbildungen der später flügeltragenden Segmente viel stärker entwickelt auftreten, als der Seitenlappen im Prothorax (Taf. XXIV, Fig. 23 mit 24). Während nun die prothoracalen kurzen Seitenlappenbildungen als echte Seitenlappen und in einer gegenüber der abdominalen abgeänderten Form als seitlich-tergale Grenze aufgefaßt werden können, sind die langen Seitenlappen der flügeltragenden Segmente keine echten, dem Halsschildseitenlappen homologe tergale Seitenfalten. Sie bezeichnen daher nicht, wie im Prothorax, den Übergang des Tergits in die Flankenregion als eine tergale Grenze, als welche sie bisher aufgefaßt wurden, sondern sie sind in ihrer ganzen Ausdehnung echte Flügelanlagen, welche nicht an der Grenze der tergalen Region als Duplikaturen entspringen, sondern innerhalb der tergalen Region in anderer und besonderer Weise als im Prothorax ihren Ursprung nehmen. Der Nachweis hierfür kann erst durch die Untersuchung der Muskulatur gegeben werden. Es mag aber schon hier hervorgehoben werden, daß diese Seitenlappen als Flügelanlagen in einer gewissen Höhe am Tergit entspringen. Denkt man sich das Niveau dieser Ursprungsstellen der Flügel auf die Abdominaltergite unter gleichen Verhältnissen übertragen, so werden dadurch Seitenteile der abdominalen tergalen Skeletplatten abgegliedert, welche dem Gebiete dieser Seitenlappen entsprechen, und welche dem Gebiete der lateralen dorsalen Längsmuskulatur *dlm5* angehören.

Es geht also allein schon aus den Verhältnissen der topographischen Lagebeziehung hervor, daß die Seitenlappen der flügeltragenden Segmente im ersten Stadium als Faltenbildungen einer Stelle entspringen, welche sich zwischen dem lateralen Seitenteile der tergalen Region und deren medialen Bezirk befindet, in solcher Weise, daß der von dieser Flügelanlage bedeckte Teil der thoracalen Seitenwand, also der obere Teil der sogenannten »Pleuren«, einen Raum einnimmt, der sich mit den lateralen Seitenteilen der Abdominaltergite in gleicher Höhe befindet. Diese Lagebeziehung unterstützt also den später auf Grund der Muskulatur zu führenden Nachweis, daß der obere Teil der thoracalen Seitenwand, der Pleura, dem lateralen Seitenteile der tergalen Skeletplatten entspricht bzw. homolog ist, daß also die tergale Platte der flügeltragenden Segmente im ersten Stadium nur der medialen Region des Tergits angehört.

Im gleichen Gegensatz stehen die als Duplikaturen langen thoracalen Seitenlappen der Flügelanlagen zu den als Duplikaturen nur kurzen, seitlich auf einem viel tieferen Niveau befindlichen Seitenlappen des Halsschildes (Pronotum), ein Gegensatz, der nach dem Gesagten wohl nicht besonders ausgeführt zu werden braucht.

Im Vergleich mit der Imago nimmt also der meso- und metathoracale Seitenlappen, d. h. die Flügelanlage, die gleiche Stellung ein, wie der fertig ausgebildete Flügel, der alsdann mit den Chitinbezirken der tergalen Skeletplatte und der thoracalen Seitenwand nicht mehr einheitlich verbunden, sondern durch unterbrochene Skeletbezirke, die Flügelgelenkteile, zu denselben in Beziehung gesetzt ist.

Daß die Stellung der Flügelanlage im ersten Stadium die gleiche ist, wie die des Flügels in der Imago, kann man an der gleichen Stellung dieser Flügelduplikatur im Verhältnis zur Pleuralleiste sehen.

Eine auffallende Übereinstimmung schließlich besteht darin, daß eine Präsegmentallamellenbildung, welche den flügeltragenden Segmenten ausschließlich eigentümlich ist und welche mit der Flügelmechanik zusammenhängt, bereits im ersten Stadium in einer fortgeschrittenen Entwicklungsstufe vorhanden ist; das Studium der Schnittserien gibt die Anschauung, daß hinsichtlich der Formvollendung und Chitinisierung dieser Gebilde nur noch sehr geringe graduelle Unterschiede bestehen.

Weitere Unterschiede des ersten Stadiums von der Imago bestehen in dem Mangel von Phragmen und in der noch völligen Freiheit des ersten Abdominaltergits vom Metanotum, mit welchem es in der Imago verwachsen ist, beides Unterschiede, welche mit dem Mangel der Flugfähigkeit zusammen hängen.

Die thoracalen Seitenteile, die „pleurale“ Region.

Die thoracalen Seitenbezirke sind im Prothorax und im Abdomen des ersten Stadiums in gleicher Weise entwickelt wie in der Imago.

In den flügeltragenden Segmenten bestehen gleichfalls keine grundsätzlichen Unterschiede. Ausnahmen sind lediglich folgende:

Der noch fehlenden Flügelmechanik entsprechend sind jene Unterbrechungen der thoracalen starren Seitenwand noch nicht vorhanden, welche in der Imago mehr oder minder abgetrennt als Flügelgelenkteile, als Pleuralgelenkplatten auftreten (vgl. 1904, S. 316, 331).

Auch die Pleuralleiste ist vollständig und kräftig ausgebildet. Indes fehlt ihr die komplizierte Ausgestaltung des oberen Endes, der Pleuralgelenkkopf (vgl. 1904, S. 317, 331). Die der Pleuralleiste entsprechende Chitinfalte biegt nämlich am oberen Ende kurz vor dem tergalen Vorderrande in sehr scharfem, fast hakenförmigen Bogen nach vorn und abwärts; sie verstreicht allmählich am vorderen Rande des Episternum in der Intersegmentalfalte.

Mit dem Hinweis auf das charakteristische Auftreten der Pleuralleiste und der Präsegmentallamelle kann also gesagt werden, daß schon im Skelet wesentliche morphologische Begleiterscheinungen des Flügels bereits im ersten Stadium angelegt sind und zugleich mit der Flügelanlage auftreten. Es fehlt ihnen zum Teil nur noch die charakteristische Ausmodellierung, ein nur gradueller Unterschied gegenüber der Imago, als welcher auch der Mangel der Zerlegung des Skelettes in Flügelgelenkteile bezeichnet werden darf.

Im übrigen herrscht in den seitlichen und sternalen Chitinbezirken der Segmente Übereinstimmung beider Stadien.

Das Skelet im Übergangszustand des ersten Stadiums im Vergleich mit der Imago.

Die hier in Betracht kommenden Unterschiede, welche zugleich einen Unterschied des Übergangszustandes vom Normalzustande des ersten Stadiums bedingen, deute ich hier nur an, da sie im einzelnen bei der Besprechung der Muskulatur näher beschrieben werden. Sie beruhen auf der größeren Breite des Pronotum zwischen den oberen Ansatzstellen der Pleurallamellen, also der größeren räumlichen Entwicklung (Bd. CI, S. 508) des medial-tergalen Pronotum; ferner in der längeren räumlichen Entwicklung der Nackenhaut, gemäß welcher ein vorderer und hinterer Nackenraum unterschieden werden muß (vgl. S. 539). Diese Verlängerung der Nackenhaut entspricht der starken Kopfbeuge des Embryo in der Embryonallage (vgl. 1905, Textfig. 8, S. 455), welche eine Dehnung und Spannung der Nackenhaut bedingt. Außerdem ist an die embryonale Nackenhaut der Mechanismus der Nackenblase geknüpft, welcher in Verbindung mit einer starken besonderen Muskulatur dem Tiere beim Schlüpfen aus dem Ei und bei der ersten Häutung, der Embryonalhäutung, behilflich ist. Wir betrachten alle diese Verhältnisse im Anschluß an die Muskulatur (Bd. CI, S. 538).

Ich beschränke mich auf diese allgemeine Übersicht über das Skelet, in welcher die auffallendsten und wichtigsten Abweichungen des ersten Stadiums gegenüber der Imago hervorgehoben werden. Es geht daraus hervor, daß, von dem Fortfall der Nackenblase und von der nur noch graduell sich weiter entwickelnden Flügelanlage abgesehen, Unterschiede im Chitinskelet zwischen beiden Stadien nicht bestehen; dies betrifft besonders die sternale Region.

Skeletbezirke, welche in beiden Stadien gleiche Aufgaben haben, sind also auch schon im Stadium 1 in gleicher Weise ausgestaltet. Man erkennt hierin die unmittelbare Abhängigkeit der Skeletgebilde von kinematischen Aufgaben, welche ihnen durch die Muskulatur vermittelt, man könnte sagen: »fühlbar gemacht« werden. [Eine ähnliche Abhängigkeit von kinematischen Bedingungen wird die nunmehr zu behandelnde Muskulatur zeigen, obwohl sie morphologische Charaktere getreuer bewahrt als das Skelet: Ihre Verteilung erscheint als eine Vorbedingung skelettaler Ausgestaltung. Auch sie ist unter kinematisch gleichen Bedingungen gleich entwickelt].

Es ist daher gestattet, für die in beiden Stadien gleichen Bezirke auf die 1904 gegebene Darstellung des imaginalen Skelettes zu verweisen, deren Grundlagen auch für das Stadium 1 gelten. Einzelheiten, welche die Übereinstimmung beider Stadien kennzeichnen, sind stellenweise den Beschreibungen der einzelnen Muskeln angefügt; solche Angaben dienen bei dem Studium der Schnittserien zur genauen Festlegung der Muskelansatzstellen.

Eine eingehende Untersuchung des Chitinskelettes müßte auf feinere Einzelheiten besonders histologischer Natur eingehen, für welche in unserm vorliegenden Zusammenhang zunächst keine Verwendung möglich ist. Ich stelle daher auch die bereits in dieser Richtung gemachten Beobachtungen zunächst zurück.

III. Die Muskulatur.

A. Allgemeine Übersicht über die Muskulatur.

Ehe wir an die Untersuchung der einzelnen Segmente herantreten, möge eine allgemeine Übersicht über die im ersten Stadium hinsichtlich der Muskulatur bestehenden Verhältnisse im Vergleich mit der für die Imago 1905 gegebenen Darstellung und die in der Imago vorliegenden Tatsachen vorausgeschickt werden.

Die Erwartung, daß im Stadium 1 gegenüber der Imago wesentliche Vereinfachungen in der Ausbildung der Muskulatur angetroffen werden würden, daß etwa die Zahl der Muskeln in der Imago infolge des Auftretens der Flügel eine größere wäre und daß etwa aus der Art, wie sich solche Flügelmuskeln entwickeln würden, durch unmittelbare Anschauung im Verlaufe der Metamorphose die Art der Flügelentwicklung beurteilt werden könne, hat sich nicht bestätigt. Im Gegenteil: Nicht allein liegt — mit wenigen Ausnahmen, welche keine grundsätzliche Bedeutung besitzen, — bereits die gesamte Flügelmuskulatur vor, wobei ein zwar geringerer Teil derselben in Verbindung mit Aufgaben der Embryonalkinematik stärker ausgebildet als in der Imago auftritt; es ist vielmehr die Zahl der Muskeln im Übergangszustande des ersten Stadiums nicht unbeträchtlich größer, als in der Imago. Der Normalzustand des Stadium 1 allerdings weist bereits die gleiche Zahl von Muskeln wie die Imago auf, unterscheidet sich jedoch hinsichtlich der Stärkeverhältnisse, Teilfaserbildung und histologischen Beschaffenheit einer Reihe von Muskeln.

Man muß demnach unterscheiden zwischen Muskeln, welche in Verbindung mit bestimmten mechanischen Aufgaben aus dem Embryonalstadium in das Stadium 1 noch hineinreichen, und den Übergangszustand dieses Stadiums charakterisieren, danach aber schon innerhalb des ersten Stadiums spurlos zugrunde gehen und Muskeln, welche zwar in beiden Stadien auftreten, sich jedoch in ihren Größenverhältnissen unterscheiden. Bei letzteren trifft man zweierlei Arten von Muskeln:

Die Muskeln der einen Gruppe werden im Verlaufe der nachembryonalen Entwicklung schwächer, zum Teil gänzlich rudimentär, derart, daß sie in der Imago eine beträchtliche Funktion nicht auszuüben scheinen; sie sind dort zum Teil derartig gering entwickelt, daß sie nicht nur der makroskopischen Präparation leicht entgehen oder gänzlich unzugänglich werden, ja sogar bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen bei mikroskopischer Untersuchung entgehen können.

Die andere Gruppe von Muskeln erfährt im Verlaufe der nachembryonalen Metamorphose eine Stärkezunahme bzw. Vermehrung der Fasermasse. Es sind dies die Muskeln, an welche die Flügelmechanik hauptsächlich anknüpft, ferner gewisse sternale Beinmuskeln und abdominale Flankenmuskeln.

Alle diese zunehmenden und abnehmenden Muskeln stellen uns die Aufgabe, dem Grunde dieses wechselnden Verhaltens nachzuforschen und den vielfach kombinierten kinematischen Wechselbeziehungen nachzuspüren, welche mit der Flugbewegung, der Beinmechanik und der intersegmentalen Kinematik bei Häutungen zusammenhängen: Gerade die Verschiedenheit der Muskelstärken innerhalb der verschiedenen Stadien gibt uns durch die Vergleichung den Schlüssel in die Hand, in exakter Weise, — bei dem Versuch die Größenunterschiede der Muskeln zu begründen, — diesen kinematischen Wechselbeziehungen nachzugehen, während ein einzelnes Stadium nur Folgerungen gemäß den Lagebeziehungen der Muskeln zuläßt.

Bei den Komplikationen der Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Muskeln muß es aber selbst bei einem Vergleich der Stadien genügen, die allgemeinen Züge dieser Beziehungen erkannt zu haben, da die Einzelheiten, zumal bei der Unmöglichkeit Messungen anzustellen (vgl. S. 620, 659), sich auch hier entziehen.

Muskeln, welche im Stadium 1 noch nicht vorhanden sind und erst nachembryonal entstehen, gibt es nur sehr wenige; es sind solche von unwesentlicher Bedeutung, z. B. auch bei der Flügelmuskulatur, welche in den wesentlichen Einzelheiten differenziert vorliegt: jedoch ist das Fehlen des *IIpm7* (101) im Mesothorax bei Bestand des *IIIpm7* (65) im Metathorax so auffallend, und so unsicher begründet, daß es nicht verwertet werden kann (vgl. S. 469, Bd. CI) und die dorsoventralen *dvm7* und *ldvm14* des Mesothorax sind in der Imago rudimentär. Die Tatsache, daß eine Reihe von Muskeln neu aufgefunden wurde, sei es, daß sie im Stadium 1 bereits verschwinden, oder daß sie in der Imago als rudimentäre Muskeln 1905 sich der Feststellung entzogen hatten, sowie der Umstand, daß sie bei der Beurteilung der morphologischen Grundlage der Muskelverteilung in Betracht kamen, haben die 1905 vorgetragenen morphologischen Anschauungen wesentlich geändert. Ganz besonders haben dazu gerade jene Muskeln den Anlaß gegeben, welche schon innerhalb des Stadium 1 zugrunde gehen. Von letzteren sind es besonders einige dorsoventrale Muskeln und dorsale Längsmuskeln, welche die Auffassung vom Auftreten der Muskelkategorien erweitern und die Einteilung der Muskeln spezialisieren. Die Begründung dieser neuen Einteilung wird in den einzelnen Abschnitten später zur Sprache gebracht. Vorerst also sei eine Übersicht über dieselben gegeben, an welche die nachfolgende Darstellung anknüpft.

Wesentlich neu eingetretene Änderungen sind folgende:

Einmal die Unterscheidung der Dorsoventralmuskulatur in zwei Kategorien: die mediale Dorsoventralmuskulatur und die dorsoventralen Seitenmuskeln. Letztere galten bisher als »echte Pleuralmuskeln«, ihre Charakterisierung aber, soweit sie Flügelmuskeln waren, als Dorsoventralmuskulatur konnte schon aus der Betrachtung der imaginalen Organisation hergeleitet werden; ihre Ableitung aus der Kategorie der echten medialen Dorsoventralmuskulatur kann allerdings nicht mehr angenommen werden. Die im Abdomen der Imago beobachteten Dorsoventralmuskeln sind also nicht homolog den thoracalen Dorsoventralmuskeln, wie das von mir für die Imago von *Gryllus* und auch noch von Dürken 1907 für die Ephemeriden angenommen wurde, sondern sie sind hier dorsoventrale Seitenmuskeln, welche im Thorax unterhalb des Flügelansatzes als Beinmuskeln oder als gleichzeitige Bein- und Flügelmuskeln wiederkehren.

Sodann die Unterscheidung zweier scharf gesonderter Gruppen innerhalb der Kategorie der dorsalen Längsmuskeln, die Erkenntnis von der großen morphologischen Bedeutung der lateralen dorsalen Längsmuskeln des tergalen Seitenbezirks.

Schließlich der Nachweis, daß die im Abdomen ausgebildete, unterbrochene, d. h. tergalpleurale und sternalpleurale Muskulatur im Thorax nur zum geringsten Teile — am besten noch im benachbarten Metathorax — im Thorax wiederkehrt und daß die topographisch tergalpleuralen Muskeln des Thorax zum großen Teil als intratergale zu gelten haben.

Als Grundlage für alle diese morphologischen Ableitungen diente die Erkenntnis der innigen Wechselbeziehungen zwischen Formgestaltung und kinematischen Vorgängen.

Es wird sich daher eine Besprechung auch allgemeiner morphologischer Fragen nicht trennen lassen von einer eingehenden Berücksichtigung der einzelnen Mechanismen.

Inwiefern sich die neue Anschauung von der Muskelverteilung mit dem Schema bei Anneliden 1905, S. 365, vergleichen läßt, sei in diesem Zusammenhang zunächst nicht weiter verfolgt.

Hinsichtlich der Muskulatur von *Gryllus domesticus* sei auf die 1905, S. 365 und 366 und S. 360ff. gegebene Übersicht und auf die Tabelle II, Bd. CI, S. 582 in gegenwärtiger Arbeit verwiesen.

Sie zerfällt auch im Stadium 1 in eine segmentale und intersegmentale; im übrigen bestehen folgende Kategorien (vgl. den Begriff auf S. 602):

1. Die Kategorie der intersegmentalen dorsalen Längsmuskulatur,

welche die Tergalplatten der Segmente untereinander verbindet, Musculi dorsales der abdominalen Segmente, M. metanoti, mesonoti, pronoti im Thorax, dorsales cephalonoti der Halshaut, *IVa—Ia*, *III—I* und *Odlm*, zerfällt in zwei durch die medialen *dvm*-Dorsoventralmuskeln getrennte Hauptgruppen:

Die intersegmentale laterale dorsale Längsmuskulatur des tergalen Seitenbezirks, M. dorsalis lateralis *dlm5*, und die intersegmentale mediale dorsale Längsmuskulatur, welche in zwei Teilgruppen, Komplexe zerfällt:

Die median-dorsalen Längsmuskeln *dlm1* und *2*, die seitlich-dorsalen Längsmuskeln *dlm3* und *4*. Erstere kann doppelt intersegmentale Anteile *idlm* enthalten.

2. Die Kategorie der intersegmentalen ventralen Längsmuskeln,

welche die sternale Region der Segmente verbinden: Die Musculi ventrales der Abdominalsegmente, M. metasterni, mesosterni, prosterni der Thoracalsegmente, cephalosterni der Halshaut, *IVa—Ia*, *III—I*, *Ovlm*, entsprechen der medialen Hauptgruppe der dorsalen Längsmuskeln; sie zerfallen in eine seitliche und in eine mediane Untergruppe, die als median-paarige von den lateralen ventralen Längsmuskeln unterschieden wird. Bei beiden können doppelt oder mehrfach intersegmentale Anteile *ivlm* vorkommen.

Die intersegmentalen Dorsoventralmuskeln gehören in die Kategorie der medialen Dorsoventralmuskulatur.

Von den segmentalen Muskeln sind zunächst folgende Kategorien und Kategoriengruppen unterschieden worden:

3. die Transversalmuskulatur,
4. die sternale Muskulatur,
5. die mediale Dorsoventralmuskulatur,
6. u. 7. die Seitenmuskulatur oder Pleuralmuskulatur,
8. die intratergale Muskulatur.

3. Die Kategorie der Transversalmuskulatur,

welche sich unter Überschreiten der Medianlinie durch ihren Verlauf von der einen Symmetriehälfte des Körpers in die andre auszeichnet und im Abdomen durch den Quermuskel, Musculus ventralis transversus *rm*, in der Halshaut aber zweifach vertreten ist, durch den Musculus cephalonoti transversus occipitalis *Cm*, den segmentalen paarigen occipitalen Transversalmuskel, und den Musculus cephalosterni transversus Tentorii *Tm*, den segmentalen paarigen Transversalmuskel des Tentorium.

Diese neue — wenn auch infolge eines ähnlichen Verhaltens des *Ovlm2* der Halsregion nicht scharf begrenzte — Kategorie konnte durch die Befunde am Stadium 1 aufgestellt werden.

4. Die Kategorie der sternalen Muskulatur,

Musculi sternales, welche eine verwandtschaftliche Stellung zur Transversalmuskulatur besitzt, vgl. S. 693 f., gestattet keine Sonderung in gut charakterisierte Untergruppen. Hauptsächlich beteiligt sie sich als Musculi sternales pedales *III—I, Obm* an der Beinmechanik, doch weist sie außerdem eine Anzahl von Muskeln auf, welche — von mehr oder minder sternalem Charakter — Spezialfunktionen übernehmen. In der bilateral unterbrochenen Form ist sie nur in den Thoracalsegmenten vertreten.

Da die 1905 angewandte Bezeichnung dem Grundsatz der topographischen Bezeichnungsweise insofern in einer schiefen Form gerecht wird, als die Bezeichnung pedales eine spezielle Funktion bezeichnet, so mußte auch hier nunmehr der topographische Grundbegriff durchgeführt und die Muskulatur als Sternalmuskulatur, Musculi sternales, mit dem Zusatz »pedales« als segmentale sternale Beinmuskeln bezeichnet werden.

5. Die Kategorie der medialen, mittleren, inneren oder echten Dorsoventralmuskulatur,

Musculi dorsoventrales der Segmente, welche vom medialen Tergit zur Fläche des Sternits führt, tritt in segmentalen und in intersegmentalen Anteilen auf:

Letztere, die

intersegmentalen Dorsoventralmuskeln,

treten einerseits im Thorax als M. dorsoventrales intersegmentales — in der Halshaut als M. dorsov. intersegmentales cephalosterni, *III, II, I ism* — in typischer Weise auf, anderseits besitzt die Halshaut noch eine andre Art intersegmentaler Dorsoventralmuskeln, welche in umgekehrter Richtung von der tergalen Region der Halshaut oder Nackenhaut zum Prosternum verlaufen. Die Musculi dorsov. intersegm. inversi cephalonoti, *Oidvm.*

Die

segmentalen Dorsoventralmuskeln,

Musculi dorsoventrales der Segmente, *IVa—Ia edvm* (*edvm*, weil nur embryonal vorhanden) im Abdomen, III—I, *Odvm* im Thorax, können in allen Segmenten wie folgt unterschieden werden:

Als vordere Gruppe mit dem *edvm1*, bzw. dem *dvm6*, dem segmentalen vorderen medialen Dorsoventralmuskel als Haupt- oder Stammuskel — diese Gruppe fehlt in der Halshaut — und als hintere Gruppe mit dem *edvm2*, bzw. dem *dvm2*, dem segmentalen hinteren medialen Dorsoventralmuskel als Haupt- oder Stammuskel.

Die

Seitenmuskulatur, die Pleuralmuskulatur,

— im Hinterleib wegen der weichhäutigen Ausbildung der pleuralen Region, der Pleuralhaut, speziell als Flankenmuskeln bezeichnet — zerfällt in zwei verschiedene Kategorien: In

6. die Kategorie der dorsoventralen Seitenmuskeln oder der lateralen, seitlichen, äußeren Dorsoventralmuskeln oder der langen Seitenmuskeln, welche die sternalen Seitenbezirke der tergalen Region bzw. die Seitenränder der Tergalplatte mit den Seitenrändern oder den Seitenteilen der sternalen Region verbinden, Musculi dorsoventrales laterales der Segmente *IVa—Ia, III—I ldvm* (1905 in der Imago als *pm* und als sogenannte »sternalpleurale« Seitenmuskeln mit teilweiser Charakterisierung als echte Dorsoventralmuskeln (vgl. S. 467, 1905) geführt).

In

7. die Kategorie der unterbrochenen Seitenmuskeln — oder im Abdomen der Flankenmuskeln — der kurzen Seitenmuskeln, Musculi laterales der Segmente, *IVa—Ia, III—I pm*, welche in der pleuralen Seitenwand absetzen, d. h. den mittleren Teil der pleuralen Region mit dem sternalen Seitenteil einerseits, dem tergalen Seitenbezirk anderseits verbinden.

Diese Kategorie kann daher folgendermaßen unterschieden werden:

1) Die Gruppe der sternalpleuralen Seitenmuskeln oder Flankenmuskeln; im Abdomen mit langen, hochhinaufreichenden und mit kurzen Flankenmuskeln.

2) Die Gruppe der tergalpleuralen Seitenmuskeln; im Abdomen mit langen, tiefhinabreichenden Flankenmuskeln, welche den kurzen sternalpleuralen Flankenmuskeln begegnen.

Muskeln von »intrapleuralem« Charakter können — abgesehen von den abdominalen Stigmenmuskeln *stim* — nach den neuen Anschauungen nicht mehr angenommen werden. Zur Kategorie der sternalpleuralen Muskeln können einige mit Spezialfunktionen versehene Muskeln gerechnet werden.

Die

gesamte Seitenmuskulatur

fehlt im Segment der zweiten Maxille, in der Halshaut. In den übrigen Segmenten können die Seitenmuskeln in gleicher Weise unterschieden werden als vordere, dem Episternum zugeordnete, episternale Seitenmuskeln von den hinteren epimeralen Seitenmuskeln im epimeralen Bezirk.

Diese Einteilung in Gruppen trifft besonders für die seitlichen Dorsoventralmuskeln zu, da die

vordere Gruppe mit dem *ldvm1* im Abdomen, dem *ldvm4* (vgl. mit dem *ldvm1*) im Thorax (1905: *pm4* mit *pm1*), d. h. mit dem segmentalen vorderen episternalen dorsoventralen Seitenmuskel als Haupt- oder Stammuskel und die

hintere — vom Prothorax abgesehen — aus einem Muskel bestehende Gruppe, mit dem *ldvm2* (in der Imaginalbeschreibung 1905: dem thoracalen *pm6*), d. h. mit dem segmentalen hinteren epimeralen dorsoventralen Seitenmuskel als Haupt- oder Stammmuskel

der vorderen bzw. hinteren Gruppe in der Kategorie der medialen Dorsoventralmuskeln entspricht. Beide dorsoventrale Kategorien entsprechen einander sogar derart, daß in den vorderen Gruppen große Analogien hinsichtlich des Zerfalles in Teilmuskeln bestehen.

8. Die Kategorie der »intratergalen« Muskeln, nur in topographischem Sinne »tergalpleural«, wird gleichfalls als *pm* geführt (vgl. 1905); sie fehlt im Abdomen völlig.

B. Das Abdomen.

a. Einzelbeschreibung der Muskeln.

Das vierte und dritte Abdominalsegment IVa und IIIa[1].

Längsmuskeln (vgl. 1905, S. 366).

Die ventrale Längsmuskulatur.

1) (1905: 1) Musculus ventralis primus, *IVa* bzw. *IIIa vlm1*, intersegmentaler medianseitiger ventraler Längsmuskel (vgl. Fig. 21). Er entspricht den bei der Imago gemachten Beobachtungen, jedoch entspringt er weiter hinten und seitlicher, im Beginn des letzten Drittels des Abdominalsternits, er ist daher kürzer und mehr schräg nach hinten und einwärts gerichtet, auch im ganzen schwächer als in der Imago.

2) (1905: 2) Musculus ventralis secundus, *IVa* bzw. *IIIa vlm2*, intersegmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (vgl. Fig. 21). Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel. Im dritten Abdominalsegment tritt er jedoch in enge Beziehung zum metathoracalen *III vlm2* (45).

---

[1] Vgl. Textfig. 1—9; Tafel XX ff., Fig. 8—21, Fig. 26—28, 36, Schema I, III, V.

Die dorsale Längsmuskulatur.

3) (1905: 3) Musculus dorsalis primus-quintus, *IVa* bzw. *IIIa dlm1—5*, intersegmentaler dorsaler Längsmuskel (vgl. Fig. 8—20, Taf. XX ff.). Der allgemeine Befund entspricht in den älteren Zuständen des Stadium 1 den bei der Imago gemachten Beobachtungen. Im Speziellen ergeben sich Abweichungen folgender Art, welche im dritten Segmente eingehend studiert wurden:

Im Übergangszustand.

Ungeachtet der Breite und der nicht völlig scharfen Begrenzung innerhalb des tergalen Muskelbelags lassen sich fünf gesonderte Muskeln unterscheiden: a. vier median-paarige, eutergale Muskeln als medianpaarige Gruppe: *IIIadlm1*, *IIIadlm2*, *IIIadlm3* u. *4*, deren hintere Ansatzstellen vereinigt sind, und b. eine laterale, pleurotergale Gruppe, die Fasergruppe des tergalen Seitenbezirks, der Muskel *dlm5*, welche beide voneinander deutlich geschieden sind, besonders in den hinteren Ansatzstellen.

a. Die mediale Gruppe:

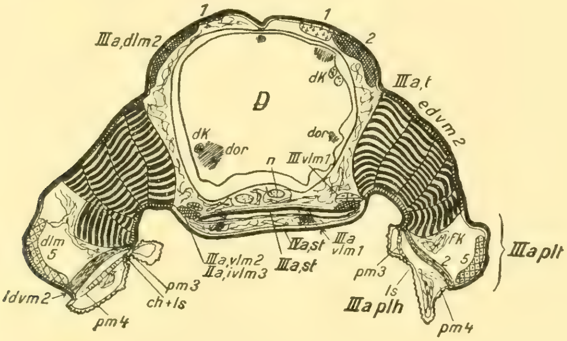
IIIadlm1: Er enthält die kräftigsten, median gelegenen dorsalen Muskellagen in breiter, etwas zweiteiliger Lage.

IIIadlm2 entspringt wie der vorige nahe am tergalen Vorderrande und schließt sich ihm seitlich, durch einen Zwischenraum deutlich getrennt, als ein gleichfalls breiter innerer Belag der Tergalplatte an. Die seitlichen Fasern werden jedoch immer kürzer nach Maßgabe des Ansatzes des medialen Dorsoventralmuskels *edvm1* und *2* (*5*, *6*). Beide Muskeln können als medial-dorsale Untergruppe oder Teilgruppe zusammengefaßt der seitlich-dorsalen Teilgruppe der medianpaarigen Gruppe gegenübergestellt werden mit folgenden Muskeln:

IIIadlm3: Als seitliche Teile des *IIIadlm2* aufzufassen, schließen sich diese Muskelfasern letzterem lateral seitlich an. Sie beginnen in der hinteren Hälfte des Tergits median-seitlich vom Dorsoventralmuskel *edvm1* + *2* (5, *6*) und nach anfangs gesondertem Verlauf vereinigen sie sich schließlich mit jenem *IIIadlm2*.

IIIadlm4: Er entspringt im hinteren Drittel des Tergits, lateral seitlich hinter dem Dorsoventralmuskel *edvm* (*5*, *6*). Bei seinem Beginne vom vorhergehenden Muskel noch deutlich gesondert, trifft dieser schwache Muskel mit ihm an der hinteren Ansatzlinie in der Intersegmentalhaut zusammen.

b. Die laterale, die pleurotergale Gruppe *IIIadlm5*: Als breite platte Muskellage verläuft dieser Muskel von den vorhergehenden Muskellagen durch einen gleichmäßig beträchtlichen Zwischenraum getrennt in dem seitlich tief hinabreichenden, abwärts gebogenen Seitenteil des Tergits. Entsprechend dem Ansatz des Dorsoventralmuskels *edvm1* + *2* (*5*, *6*) sind die in der zweiten hinteren Hälfte des Tergits entspringenden medialen Faserzüge kürzer als die immer weiter nach vorn greifenden lateralen, deren Ansatzstellen aber den Vorderrand nicht erreichen.



Textfig. 1.

Hinterer Bezirk des dritten Hinterleibssegmentes im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (120. Schnitt der Serie Nr. 8, vgl. Erklärung S. 606 ff. u. 611.) Ventral ist der Übergang zum vierten Abdominalsegment getroffen, dessen Sternit vorn medial vom Sternit des dritten Segmentes liegt. Der Verlauf des medialen ventralen Längsmuskels *IIIa vlm1* (1) ist aus den benachbarten Schnitten ergänzt. Die beiden lateralen ventralen Längsmuskeln *IIa ivlm3* (19) und *IIIa vlm2* (2) enden hier am Vorderrande des vierten Abdominalsternits, während der metathoracale *IIIivlm1* (45) weitergeht (vgl. auch bei der Imago, Fig. 35). Die mächtig entwickelte hintere mediale Dorsoventralmuskulatur läßt den von dem lateralen dorsalen Längsmuskel *dlm5* (3) eingenommenen pleurotergalen Seitenteil des Tergits *plt* frei; es tritt der entsprechende hintere laterale Dorsoventralmuskel *ldvm2* (8) auf. Die unterbrochene Flankenmuskulatur links setzt an einem der in der Flankenfurche *ls* befindlichen Chitinplättchen *ch* an; der *pm3* ist durch starke Kontraktion verkürzt und die Flankenhaut ist entsprechend gefaltet. Rechts ist *pm4* gemäß Kombination mit dem nach hinten folgenden Schnitt angedeutet. Der Stigmenmuskel *pstm6* befindet sich einige Schnitte vorher.[1] Die photographische Wiedergabe dieses Schnittes auf Taf. XXV, Fig. 26, gibt eine Anschauung von der starken Querstreifung der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* und von dem Darminhalt.

Im Normalzustand.

Nach Fortfall der Übergangs-Dorsoventralmuskulatur *edvm* (*5*, *6*) greifen die kurzen Fasern der *IIIadlm3* u. *4* allmählich nach vorn über und schließen sich der medianen Muskellage an, indem zunächst noch ein lateraler Bezirk nahe am Vorderrande frei bleibt.

---

[1] Wenn von einem vorhergehenden oder nachfolgenden Schnitt die Rede ist, so bezieht sich dies ohne Rücksicht auf die Reihenfolge der Textfiguren auf das Tier und bedeutet oralwärts oder caudalwärts.

Es lassen sich nunmehr hauptsächlich drei Muskelgruppen unterscheiden: Die kräftige medianpaarige des *IIadlm1*, die mittlere, aus dem gleichfalls medianpaarigen *IIadlm2* und der medianen seitlich-dorsalen Untergruppe der *IIadlm3 + 4* zusammengesetzt, und die zu ihr in räumlichen Gegensatz tretende kräftige laterale Gruppe des *IIadlm5*, die Gruppe des tergalen Seitenbezirks.

Im Imaginalstadium konnte eine Zerlegung des gleichmäßig einheitlichen Muskelbelags bei freihändiger Präparation nicht mehr nachgewiesen werden.

Vergleichende Betrachtung und Deutung.

Das Auftreten der lateralen Gruppe *dlm5* des lateralen Seitenbezirks als ein deutlich abgesondert verlaufender seitlicher Muskelbelag sowie die Zerlegung der medianen Muskelgruppe in vier Teilmuskeln im Stadium 1, bezeichnet einen primären Zustand, welcher sich auf das Auftreten der Dorsoventralmuskulatur zurückführen läßt. Es besteht darin ein erheblicher Unterschied gegenüber den für die Imago beschriebenen Verhältnissen, indem die primäre Grundlage in der nachembryonalen Entwicklung nach Fortfall der Dorsoventralmuskulatur infolge einer progressiven Rückbildung nicht mehr hervortritt.

Transversalmuskel, Quermuskel.

4) (1905: 4) Musculus ventralis transversus *IV* bzw. *IIarm* segmentaler ventraler Quermuskel, Transversalmuskel (vgl. Fig. 19, 20). Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel; bei gleicher relativer Stärke scheint er von typischerem Bau zu sein, als in der Imago, in welcher jedoch bei mehr fibrillärem Bau gleichfalls Querstreifung deutlich wahrnehmbar ist (vgl. auch S. 599). Hier wie in der Imago ist er ein wirksamer Muskel.

Die Dorsoventralmuskulatur.

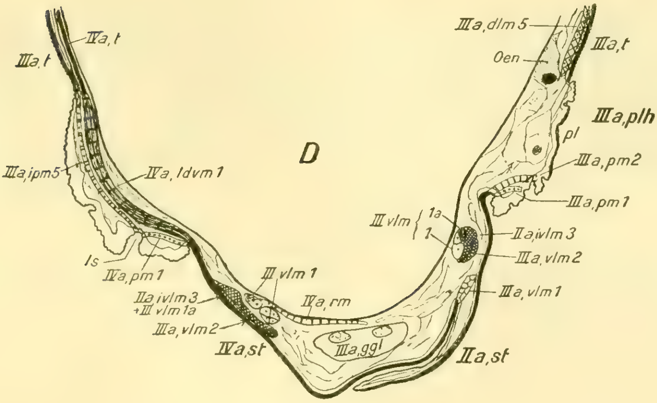
(Mittlere mediale innere echte Dorsoventralmuskeln.)

5) Musculus dorsoventralis primus embryonalis *IVa* bzw. *IIaedvm1*, segmentaler medialer vorderer Dorsoventralmuskel (vgl. Fig. 11—18, bzw. 19).

Er ist in der Imago nicht vorhanden.

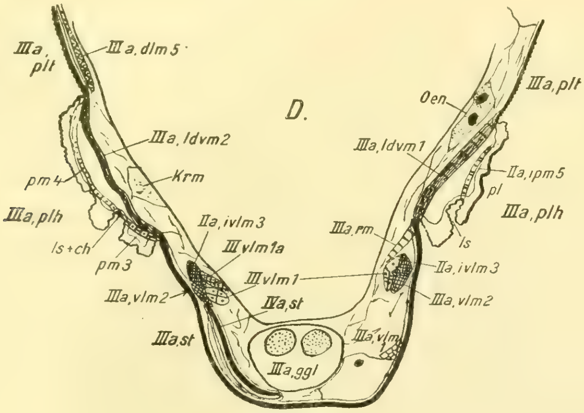
Im Übergangszustand.

Der Muskel ist von bedeutender Größe und Kraftwirkung. Er entspringt dicht an der Intersegmentalfalte im vorderen Bezirk des medianen Abschnittes der Rückenplatte zwischen dem dorsalen


IVa,t
IIIa,t
IIIa,dlm5
IIIa,t
Oen
IIIa,plh
pl
D
IIIa,pm2
IIIa,ipm5
IVa,ldvm1
IIIa,pm1
III vlm 1a
1
IIa,ivlm3
IIIa,vlm2
ls
IVa,pm1
III vlm1
IIIa,vlm1
IIa ivlm3 +III vlm1a
IVa,rm
IIIa,vlm2
IVa,st
IIIa,ggl
IIa,st

Textfig. 2.

Entspricht der Textfig. 1. Links: Ventraler hinterer Bezirk des dritten Hinterleibssegmentes im Übergang zum vierten Segmente von einem Normalzustand des Stadium 1. Rechts: Vorderer Bezirk des dritten Hinterleibssegmentes: (158. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. die Erklärung auf S. 606 ff. u. 609.) Man sieht links den intersegmentalen unterbrochenen tergalpleuralen Flankenmuskel *IIIipm5* vom dritten Abdominaltergit *IIIa,t* her mit dem *IVa pm1* (9) in der Lateralfurche *ls* zusammentreffen, während der vordere dorsoventrale Seitenmuskel *ldvm1* (7) des vierten Abdominalsegmentes auftritt. Die ventralen Längsmuskeln *IIIa vlm1* u. *2* (1, 2) und der *IIa, ivlm3* (19) mit einem Ast *1a* des *IIIivlm1* (45) setzen am Vorderrand des vierten Abdominalsternits an. Rechts ist der Zusammentritt der ventralen Längsmuskulatur bei der Abgabe des Astes *IIIvlm1a* zu sehen.


IIIa, plt
IIIa,dlm5
D.
Oen
IIIa,plt
IIIa,ldvm2
IIIa,ldvm1
Krm
pm4
IIa,ipm5
pl
IIIa,plh
IIIa,plh
IIa,ivlm3
IIIa,rm
ls+ch
III vlm1a
ls
pm3
IIa,ivlm3
III vlm1
IIIa,vlm2
IIIa,vlm2
IVa,st
IIIa,st
IIIa,vlm1
IIIa,ggl

Textfig. 3.

(Zur Textfig. 1 gehörig.) Links: Ventraler hinterer Bezirk des dritten Hinterleibssegmentes von einem Normalzustand des Stadium 1. Rechts: Vorderer Bezirk des Segmentes. (154. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. die Erklärung auf S. 606 ff. u. 609.) Während links bereits das vierte Abdominalsternit *IVa,st* getroffen ist, vollzieht sich rechts der Übergang zum zweiten Abdominalsegment. Die Abgabe des Astes *1a* seitens des *IIIvlm1* (45) ist zu sehen. Oenocyten und krümelige Elemente (vgl. S. 695) treten auf. Die linke Seite kann unmittelbar mit der Textfig. 1 verglichen werden, und man sieht die gewaltigen Umwälzungen auch der räumlichen Verhältnisse, welche durch den Fortfall der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* eingetreten sind. Die Flankenhaut *plh* tritt als Flankenwulst in normaler Lagerung auf, vgl. 1904, S. 312.

Längsmuskel *dlm5* des tergalen Seitenbezirks und der medialen dorsalen Längsmuskulatur *dlm1—4*. Von etwa vierseitigem, besonders dorsal in der Körperquerachse verlängertem Querschnitt verläuft er stärker werdend senkrecht an die Bauchplatte, in deren vorderem Seitenbezirk er vor dem Quermuskel und lateralwärts von der ventralen Längsmuskulatur ansetzt.

6) Musculus dorsoventralis secundus embryonalis, *IVa* bzw. *IIIaedvm2*, segmentaler medialer hinterer Dorsoventralmuskel (vgl. Taf. XXff., Fig. 11—19, bzw. 21).

Er fehlt in der Imago.

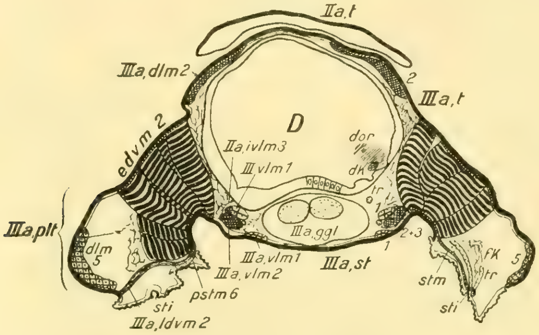
Im Übergangszustand.

Der Muskel ist von sehr bedeutender Größe und Kraftwirkung. Er entspringt vom vorigen völlig gesondert, aber dicht hinter ihm, gleichfalls medianwärts von dem lateralen dorsalen Längsmuskel *dlm5* (*3*) im hinteren Bezirk des medianen Abschnittes der Rückenplatte. Im Querschnitt mehr oder weniger gerundet verläuft die mächtige Fasermasse senkrecht an die Bauchplatte, wo sie hinter dem vorigen Muskel und hinter dem Quermuskel *IIarm*, gleichfalls lateralwärts von der ventralen Längsmuskulatur ansetzt.

Beide Muskeln

vereinigen sich in ihrer Funktion zu mächtigen Kompressionen des Abdominalsegmentes (Bd. CI, Fig. 43), indem sie durch Annäherung der Rücken- und Bauchplatte aneinander den Durchmesser des Segmentes verringern; sie wirken mit der Seitenmuskulatur *ldvm* zusammen. Sie vermögen daher, mit den Dorsoventralmuskeln der andern Abdominalsegmente vereint, die Leibesflüssigkeit unter gewaltigem Drucke nach vorn zu treiben, ein Umstand, der bei dem Schlüpfen aus dem Ei, bei Sprengung der Eischale durch die Nackenblase und vielleicht auch noch bei der ersten Häutung ,d. h. also vor Eintritt in den Normalzustand des ersten Stadiums von höchster Bedeutung ist. Graber 1877, S. 107 u. a. schreibt diese Funktion ganz allgemein der abdominalen Muskulatur zu, diese Funktion, welche sich neben nicht-abdominalen Muskeln hauptsächlich durch die Dorsoventralmuskulatur im Abdomen vollzieht und welche in verschiedene Einzelmechanismen zerfällt, wie wir sehen werden (vgl. Bd. CI, S. 639). Die Embryonalhäutung mag jedoch weniger auf die Mitwirkung dieser Dorsoventralmuskulatur angewiesen sein, da die diesbezüglichen Bewegungen mehr ein Spiel der intersegmentalen Längsmuskulatur bedeuten (vgl. 1905, S. 458). Eine Vergrößerung des Körpervolumens zwecks Sprengung der alten Chitinhaut durch die Aufnahme von Luft in das Tracheensystem und durch starke Ausdehnung des Darmes (ob durch Aufnahme von Luft oder durch in denselben abgeschiedene Gase bleibe dahingestellt) kommt bei der Embryonalhäutung im Gegensatz zu den späteren Häutungen wohl kaum in Frage.

Dementsprechend finden wir auch im Normalzustand des Stadium 1 diese gesamte Dorsoventralmuskulatur untergegangen; sie fehlt bereits alsbald nach dem Eintritt in den Normalzustand. Sie fehlt bereits völlig — von einigen Restfibrillen abgesehen (vgl. Fig. 31 u. Textfig. 23) in einem Alterszustande des Stadium 1 (Nr. 5), in welchem unter der alten Cuticula die neue des Stadium 2 soeben in Bildung begriffen ist und in welchem noch die dorsale Längsmuskulatur der Nackenhaut, wenn auch bereits unter Rückbildungserscheinungen (vgl. auch Nr. 7 Bd. CI, S. 538) besteht. In der Schnittserie durch ein sehr junges Stadium 1 (vgl. Nr. 7) zeigt sie Rückbildungserscheinungen in Form einer Histolyse ohne Beteiligung von Phagocyten, einen Zerfall, und nach Art einer »Abmagerung« eine allmähliche Auflösung: Die Sarcolemmaschläuche werden leer, indem sich die Muskelsubstanz unter Verlust ihrer fibrillären Struktur und Querstreifung aus ihnen entfernt; die schlaffen Konturen der ersteren sind noch einige Zeit später zu sehen. Was aus ihnen wird, muß einer neuen Untersuchung



Textfig. 4.

Hinterer Bezirk des dritten Hinterleibssegmentes im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1; etwas weiter vorn als Textfig. 1. (116. Schnitt der Serie Nr. 8, vgl. Erklärung S. 606ff. u. 611). Die rechtsseitige Trachee ist aus dem vorhergehenden Schnitt übernommen. Auf dem folgenden Schnitt tritt rechts der *pstm6* auf. — Der ventrale Längsmuskel *IIIvlm1* gibt den Ast*1a* ab. In der Flankenhaut das dritte abdominale Stigma.

vorbehalten bleiben. Die Textfig. 22, 26 und Taf. XXV, Fig. 30 zeigen diesen Vorgang in der Dorsoventralmuskulatur des ersten Hinterleibssegmentes und Textfig. 48—50 im Segment der zweiten Maxille.

Innerhalb welcher Zeit diese Muskulatur verschwindet, kann ich noch nicht sicher feststellen, da dies eine noch größere Zahl von Schnittserien mit genauer Bestimmung des Alters der Objekte erfordert, welche von einem jeden der 16—18 Tage, welche dieses Stadium dauert, Zeugnis ablegen müssen. Jedenfalls verschwindet sie sehr schnell innerhalb weniger Tage.

Vergleichende Betrachtung und Deutung.

Das Auftreten und der schnelle Untergang dieser Übergangs-Dorsoventralmuskulatur interessiert uns in mehrfacher Hinsicht:

Einmal füllt sie eine Lücke aus, welche immerhin in dem Fehlen einer medianwärts der abdominalen Flankenmuskulatur befindlichen Dorsoventralmuskulatur bestand und welche uns 1905 auf Grund der imaginalen Muskelverteilung zwang, eine allgemeine Homologie im weiteren Sinne anzunehmen zwischen der flankenständigen Dorsoventralmuskulatur (*IVa—Iadvm*, 1905: 5, 18, 31), d. h. der seitlichen Dorsoventralmuskulatur im Abdomen einerseits und der ihr im Thorax nicht gleichwertigen, reich differenzierten Dorsoventralmuskulatur *I*, *II*, *IIIdvm* (1905, S. 457: 42—47, 48—50, 53 usw.) und einem Teil der ihr gleichwertigen langen dorsoventralen Seitenmuskeln *pm*, jetzt *ldvm* anderseits.

Damit aber eröffnet sich durch die Gegenüberstellung einer medialen echten und einer lateralen flankenständigen Dorsoventralmuskulatur im Abdomen die Möglichkeit, diese Einteilung mit Erfolg auch auf den Thorax anzuwenden.

Indem schließlich der in den mechanischen Aufgaben dieser Muskulatur liegende Gegensatz betont wird: Das selbständige Auftreten einer respiratorisch wirksamen unabhängigen Flankenmuskulatur gegenüber einer als »compressores« des Hinterleibes wirksamen echten Dorsoventralmuskulatur —, so erhält man durch den Untergang der letzteren außerdem einen Hinweis darauf, wie schnell funktionslos werdende Muskulatur zu schwinden vermag. Wir werden diese Gesichtspunkte zu weiteren Folgerungen verwerten können, vgl. S. 753 ff.

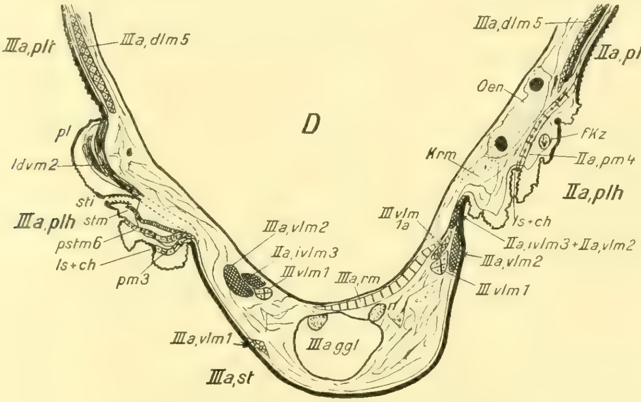
Von besonderem Interesse ist es ferner, daß durch den Fortfall der gesamten medialen Dorsoventralmuskeln im Abdomen, welche den ganzen Raum zwischen Darm und Körperwand einnehmen, Platz geschaffen wird für die Entwicklung der Keimdrüsen, welche in der Imago das vordere Abdomen erfüllen, vgl. Bd. CI, Tafelfig. 44 u. 45.

Die Seitenmuskulatur, Flankenmuskulatur.

Dorsoventrale Seitenmuskeln.

7) Musculus dorsoventralis lateralis primus, *IVa* bzw. *IIIaldvm1*, segmentaler vorderer dorsoventraler Seitenmuskel (vgl. Taf. XXII, Fig. 18—21). Er wurde in der Imago nicht beschrieben,er ist jedoch dort als ein äußerst schwacher Muskel vorhanden.

Als breiter, bandartig platter und sehr kräftiger Muskel entspringt er an der Seitenkante der Tergalplatte ganz vorn am Vorderwinkel, dicht an der Intersegmentalhaut, in welche er seitlich etwas übergreift. Er verläuft an die vordere Seitenkante des Sternits, wo er zugleich mit *IVa* bzw. *IIIapm1* u. *2* (9, 10) ansetzt vor der Ansatzstelle des Quermuskels *rm* (*4*). Er ist im Übergangs- und im Normalzustande in gleicher Weise vorhanden. Im weiteren Verlaufe der Metamorphose wird er bis zum Imaginalstadium ein wenig (etwa um $^1/_{20}$) rückgebildet (vgl. Tabelle S. 656). Im Übergangszustand der Imago noch gut erhalten, fällt er danach einer weiteren Rückbildung anheim.


IIIa,plt
IIIa,dlm5
pl
ldvm2
sti
IIIa,plh
stm
pstm6
ls+ch
pm3
D
IIIa,vlm2
IIa,ivlm3
III vlm1
IIIa,rm
IIIa,vlm1
IIIa ggl
IIIa,st
III vlm 1a
IIIa,dlm5
IIa,plt
Oen
Krm
fKz
IIa,pm4
IIa,plh
ls+ch
IIa,ivlm3+IIa,vlm2
IIIa,vlm2
III vlm1

Textfig. 5.

(Entspricht der Textfig. 4.) Ventraler hinterer Bezirk des dritten Hinterleibssegmentes von einem Normalzustand des Stadium 1 (links). Rechts: Hinterster Abschnitt des zweiten Abdominalsegmentes dgl. (149. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. die Erklärung auf S. 606ff. u. 609). Infolge der schiefen Lage des Schnittes ist links das dritte Abdominalganglion, rechts erst die freie zuführende Längskommissur getroffen. Oenocyten und krümelige Elemente vgl. S. 610 u. 695. Rechts die Abgabe eines Astes *1a* seitens des *IIIvlm1* (45) an das dritte Abdominalsternit. Über die *edvm* vgl. Erklärung zu Textfig. 3. Links: Hinteres Ende der Pleuralplatte *pl*.

Nachtrag zu der Imago.

IVa bzw. *IIIaldvm1* (ad 5, 1905, S. 368), vgl. Fig. 35 u. 36. In Anbetracht des imaginalen Fortbestandes des im ersten Stadium allerdings mächtig entwickelt auftretenden hinteren lateralen Dorsoventralmuskels *ldvm2* (*8*), *dvm* in der Imago (1905: *5*) war nicht einzusehen, weshalb der im ersten Stadium aufgefundene und hier fast ebenso mächtige vordere laterale Dorsoventralmuskel *ldvm1* in der Imago fehlen sollte, zumal er als mutmaßlicher Atemmuskel seine Funktion behält.

Ein Studium von Frontalschnittserien durch die nach der Häutung noch nicht erhärtete, also noch im Übergangszustande befindliche Imago ergab, daß der Muskel tatsächlich auch in der Imago in einer dem *ldvm2* entsprechenden Ausbildung vorhanden ist, während der Normalzustand der Imago ihn in derartig schwacher Ausbildung zeigt, daß er auch bei der erneuten freihändigen Nachuntersuchung, bei der sein Vorhandensein auf Grund der Serienschnitte doch schon Voraussetzung war, anfangs nicht gefunden werden konnte. Er ist nämlich gleich den übrigen Flankenmuskeln ziemlich durchsichtig und, von dem ebenso durchsichtigen Fettkörper allseitig umgeben, zunächst unsichtbar; erst nach Fortpräparation des Fettkörpers wird er gleich den übrigen Flankenmuskeln sichtbar, wobei er aber, wenn man sein Dasein nicht vorher kennt, leicht mit entfernt wird (vgl. Taf. XXVI, Fig. 36 u. S. 830).

Bei einem Studium des Imaginalstadiums habe ich mich auf die freihändige Präparation der abdominalen Muskulatur allein verlassen; ich hatte ihn daher übersehen. Von den in Alkohol konservierten Tieren wurden meistens Exemplare mit möglichst gedehnter Flankenhaut zerlegt, da man an solchen die übereinandergelagerten, im gedehnten Zustande befindlichen, daher schmalen Muskeln mit größerer Sicherheit feststellen kann. Die Art des Kontraktionszustandes ist auch bei den Beschreibungen zu berücksichtigen, wie im vorliegenden Falle, wo der Muskel stark gedehnt und besonders dünn ist. Die Beschreibung lautet demnach für den Normalzustand:

Am seitlichen Vorderwinkel des Tergits entspringend verläuft er in gedehntem Zustande als haarförmig dünner zarter Strang abwärts und setzt, die unterbrochenen Flankenmuskeln *pm1* und *pm2* (1905 : *6*, *7*, S. 368) begleitend und mit ihnen sehr eng verbunden, an der seitlichen Vorderecke des Sternits an.

Im Übergangszustand der Imago.

Wie im Stadium 1 ist der Muskel nahe der oberen und unteren Insertion breiter und platter. Da der Muskel — im Gegensatz zum Normalzustand der Imago — sich hier als nur wenig schwächer erweist als der hintere laterale Dorsoventralmuskel *ldvm2*, so ist anzunehmen, daß er im Übergangszustand der Imago bei dem Häutungsvorgang noch wirksam ist, daß er danach aber einer Rückbildung anheimfällt. Auch zeigt er hier — im Gegensatz zum Normalzustand der Imago — eine im zweiten Abdominalsegment (vgl. 24) besonders scharf ausgeprägte Bezugnahme auf die seitliche Fortsetzung der tergalen Intersegmentalfalte. Diese schon im Verlaufe der nachembryonalen Metamorphose auch in der lateralen Dorsoventralmuskelgruppe angebahnte und nunmehr für diesen vorderen Muskel der Gruppe am Ende der Entwicklung durchgeführte Rückbildung, läßt den Schluß zu, daß es in der Imago weniger auf eine Verschiebungsmöglichkeit der Rücken- und Bauchplatte gegeneinander — zumal auch in Anbetracht des Fortfalls der Häutungen mit den Vorgängen nach vorn gerichteter Pressungen — ankommt, als auf das Spiel der innerhalb der Flankenhaut ansetzenden Atemmuskulatur im engeren Sinne. Sieht man das Verhalten der relativen Muskelstärken in den verschiedenen Stadien als einen Ausdruck kinematischer Beziehungen der einzelnen Teile zueinander in diesem Sinne an, so ist es erlaubt, diese laterale Dorsoventralmuskulatur — ungeachtet etwaiger Nebenaufgaben bei den Atmungsbewegungen — nicht der eigentlichen Atemmuskulatur zuzurechnen. Denn da mit zunehmender Reife der keimbereitenden Organe, besonders beim weiblichen Tiere die Bewegungsvorgänge innerhalb der vorderen Abdominalsegmente eingeschränkt sind, erscheint die Stetigkeit der Verbindung zwischen Rücken- und Bauchplatte durch den in der Mitte des tergalen Seitenrandes ansetzenden hinteren *ldvm2* genügend gewährleistet.

Nachdem ferner im Abdomen die echte Dorsoventralmuskulatur bereits im ersten Stadium nach Erledigung ihrer Aufgaben zugunsten der Entwicklung der keimbereitenden Organe verschwunden ist (S. 650f.), erscheint nunmehr die Atemfunktion hauptsächlich nur noch mit den ihr speziell obliegenden tergalpleuralen und sternalpleuralen Flankenmuskeln verknüpft zu sein.

In diesem Sinne muß auch der folgende Muskel betrachtet werden.

8) (1905: 5) Musculus dorsoventralis lateralis secundus *IVa* bzw. *IIIaldvm2*, segmentaler lateraler hinterer Dorsoventralmuskel = M. dorsoventralis *IVa* bzw. *IIIadvm* in der Imago (vgl. Fig. 21 bzw. 19).

Er entspricht dem Befunde in der Imago.

Er weicht jedoch von diesem im einzelnen durch seine relativ erheblich kräftigere Ausbildung ab, indem er von breiter bandartig platter Gestalt den vorderen dorsoventralen Seitenmuskel (*7*) im Übergangszustande der Imago und auch im Stadium 1 noch ein wenig an Größe übertrifft, ferner durch seinen ein wenig nach vorn geschobenen unteren Ansatz an der sternalen Seitenkante, lateralseitig und etwas vor dem Ansatz des *IVa* bzw. *IIIaedvm2* (*6*). Seine relative Größenabnahme bis zur Imago beträgt fast ein Viertel (Tabelle S. 656).

Nachtrag zu der Imago.

Eine eingehende Nachuntersuchung des imaginalen Muskels auch an Schnitten zeigt, daß er dicht vor den tergalpleuralen Seitenmuskeln *pm4* und *ipm5* (*12, 13*) und völlig getrennt von ihnen entspringt.

Vergleichende Betrachtung und Deutung.

Indem je ein dorsoventraler Seitenmuskel sich dem vorderen und dem hinteren medialen echten Dorsoventralmuskel (*5, 6*) lateralseitig nebenordnet, wird eine Symmetrie der Verteilung in der abdominalen Dorsoventralmuskulatur in solcher Weise hergestellt, daß eine vordere Dorsoventralmuskulatur von einer hinteren Dorsoventralmuskulatur, beide mit einem medianen und einem lateralen Anteil, unterschieden werden muß; diese Unterscheidung, welche im Imaginalzustand nicht erkannt werden kann, wird aber nun von größter Bedeutung für die Beurteilung morphologischer Verhältnisse speziell auch im Thorax (vgl. S. 743ff., 790, 802).

Beide Muskeln verraten auch durch ihre den *edvm* (*5, 6*) ähnliche Querstreifung ihre Beteiligung am Embryonalmechanismus des Übergangszustandes.

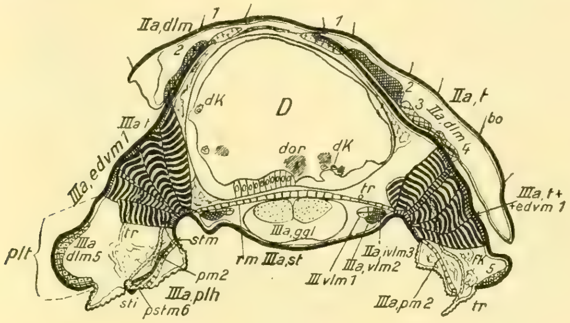
Unterbrochene sternalpleurale und tergalpleurale Seitenmuskeln.

Atemmuskeln im engeren Sinne.

Diese Muskeln können als spezielle Atemmuskeln bezeichnet werden, da sie auch ohne Mitwirkung der dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm* (vgl. S. 653) die speziellen Bewegungserscheinungen in der Stigmen tragenden Flankenhaut zu vollziehen imstande sind.

Die Feststellung dieser im Übergangszustande des ersten Stadiums schwachen Muskeln war mit Schwierigkeiten verbunden. Der Vergleich jedoch der Frontalschnittserie vom Übergangszustande des ersten Stadiums Nr. 9 mit der Querschnittserie eines Normalzustandes Nr. 5 im einzelnen durchgeführt, ergab eine Übereinstimmung beider Serien und einen Einklang mit der Frontalschnittserie durch die Imago Nr. 1. Ob sich im Verlaufe einzelner Teilfaserzüge Abweichungen von der Imago ergeben, ist nicht verfolgt worden, da dies für die vorliegenden Untersuchungen belanglos ist. Gelegentliche Feststellungen sind an der betreffenden Stelle angemerkt.

Nach den durch die dorsoventrale Flankenmuskulatur veranlaßten Erwägungen (S. 653) bietet es ein besonderes Interesse, durch Abnahme ungefährer Maße einen Vergleich des Übergangszustandes des ersten Stadiums mit der Imago hinsichtlich der relativen Stärkeverhältnisse dieser Muskeln in der Form einer Tabelle herbeizuführen:



Textfig. 6.

Vorderer Bezirk des dritten Hinterleibssegmentes im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (114. Schnitt der Serie Nr. 8, vgl. Erklärung auf S. 606ff. u. 611). Der ventrale Transversalmuskel *IIIa,rm* (4) gibt die Grenze zwischen vorderem und hinterem Segmentbezirk an. Links vergleiche mit rechts in der Textfig. 4. Der metathoracale ventrale Längsmuskel *IIIivlm1* (45) gibt einen Ast *1a* an das dritte Abdominalsternit ab. Tergal erfolgt der Übergang des borstenbesetzten (*bo*) Hinterrandes des zweiten Abdominaltergits *IIa,t* zum dritten Abdominaltergit *IIIa,t* vermittels der Intersegmentalhaut; an beiden letzteren setzen die dorsalen Längsmuskeln des zweiten Abdominalsegmentes an. Man vergleiche diesen Schnitt mit der von Heymons 1895 gegebenen Darstellung eines Querschnittes durch das Abdomen eines reifen Embryo von *Gryllus campestris*, Taf. XI, Fig. 88.

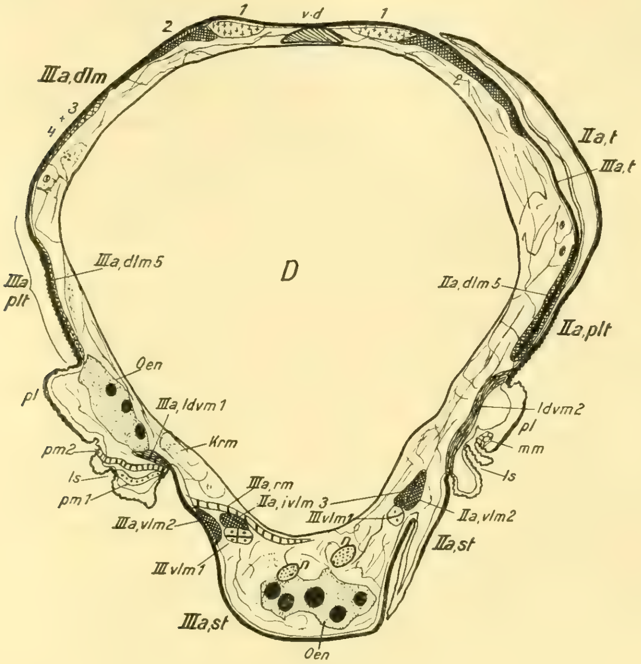
Tabelle der relativen Größenveränderungen in der abdominalen Flankenmuskulatur während der nachembryonalen Metamorphose durch den Vergleich des ersten Stadiums mit der Imago.

Von zwei Frontalschnittserien durch die Übergangszustände des ersten Stadiums Nr. 9 bzw. der Imago Nr. 1 wurden unter Anwendung je beliebiger Vergrößerung nach Zeichnungen vermittels des Winkel-

Tabelle der relativen Größenveränderungen in der abdominalen Flankenmuskulatur während der nachembryonalen Metamorphose. (Vergleich des 1. Stadiums mit der Imago.)

Maßobjekte: Benennung	Imago, drittes Abdominalsegment, IIIa			1. Stadium, IIIa		
	Übergangszustand			Übergangszustand		
	Maß an belieb. vergröß. Obj.	Differenz geg. d. 1. Stad. in % · „+“ = Zunahme, „—“ = Abnahme i. d. Imago	Prozentuale Größe der Organe	Maß an belieb. vergröß. Objekt.	Die Vergleichsmaße nach Multiplik. mit d. Faktor 2,31	
Tergalplatte des 1. Abdominalsegmentes	4,05	0	100	1,75	4,04(25)	100
Vorderer seitlich. Dorsoventral-Muskel, dorsoventr. Seitenmuskel *ldvm 1* (im Übergangszustand)	0,65	— 5,(8)	94,20	0,3	0,69	100
Hinterer seitlicher Dorsoventr.-Muskel, dorsoventr. Seitenmuskel *ldvm 2* (im Übergangszustand)	0,7	— 24,(2)	75,757	0,4	0,9240	100
Intersegm. tergalpl. Seitenm. *ipm 5* + Segm. » » *pm 4*	1,25	+ 35,(3)	135,281	0,4	0,9240	100
Intersegm. tergalpl. Seitenmusk. *ipm 5*	f. 0,7	+ 51,(5)	f. 151,515	0,2	0,4620	100
Segm. tergalpl. Seitenmuskel *pm 4.*	—	—	—	—	—	—
Segm. sternalpl. Seitenmuskel *pm 1+2*	1,15	+ 66,(7)	166,66	0,3	0,69	100
Segm. sternalpl. Stigmenmuskulatur *pstm 6 + stm*	0,78	— 15,6	84,415	0,4	0,9240	100
Segm. sternalpl. Seitenmuskel *pm 3*	0,88	— 5,2	94,827	0,4	0,9240	100

schen Projektions-Zeichenapparates Maße abgenommen an jenen Stellen der Muskeln, welche dem Normalverhalten des Muskels und der dazu passenden Schnittlage entsprach, d. h. möglichst entfernt von den Ansatzstellen, ungefähr in der Mitte des Verlaufs, in der Richtung der größten Breite des Querschnittes; eine Annahme, die bei



Textfig. 7.

(Entspricht der Textfig. 6.) Links: Vorderer Bezirk des dritten Hinterleibssegmentes von einem Normalzustand des Stadium 1. Rechts: Hinterer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes dgl. (143. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. Erklärung, S. 606ff. u. 609.) Der Querschnitt ist vollständig wiedergegeben zur Veranschaulichung der dorsalen Längsmuskulatur und der gesamten Raumverhältnisse im Abdominalsegment nach Fortfall der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm*; er kann links mit der Textfig. 6 des Übergangszustandes (Nr. 8) unmittelbar verglichen werden. Der Raum zwischen den dorsalen Längsmuskeln *IIIa,dlm 3 + 4* und *IIIa,dlm5* wurde im Übergangszustande von der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* eingenommen, auf welche sich die krümeligen Restbestände *krm* beziehen. Die lateralen Oenocyten des Übergangszustandes findet man auf der Textfig. 9; der genannte Raum wird in späteren Stadien, vgl. die Imago, durch einen gleichmäßigen Längsmuskelbelag eingenommen. Die ventralen Oenocyten wurden in der Schnittserie des Übergangszustandes nicht angetroffen. Die pleurale Chitinhaut ist als Pleuralplatte *pl* verstärkt und vom Tergit deutlich durch eine kurze, dünnhäutige Strecke getrennt; beiderseits der Platte sind Falten. Vgl. hierzu die photographische Wiedergabe auf Taf. XXV, Fig. 27, welche Andeutungen über die histologische Beschaffenheit der Oenocyten und über den Darminhalt gibt. Sie zeigt beiderseits außerdem die Querschnitte der Hinterschenkel. Während rechts der *dlm5* des zweiten Abdomnalsegmentes in der Intersegmentalhaut endet, entspringt links der *dlm5* des dritten Segmentes.

diesen mehr oder minder abgeplatteten Muskeln besonders gerechtfertigt ist. Da die derart an beliebigen Vergrößerungen gewonnenen Größenmaße willkürliche, keine absoluten und daher nicht direkt vergleichbar sind, wurden die am Stadium 1 gewonnenen Größen sämtlich mit einem gleichen Faktor multipliziert.

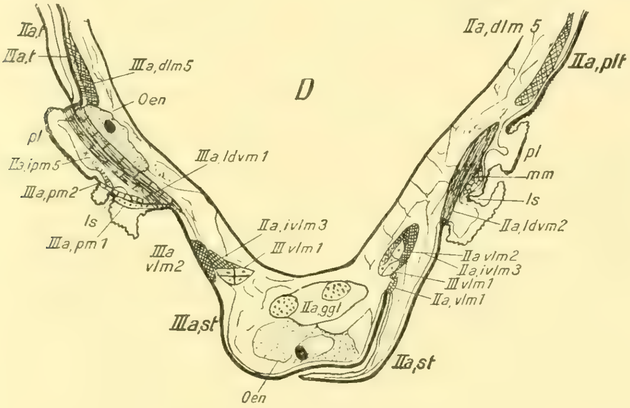
Dieser Faktor wird durch den Vergleich zweier Größen gewonnen, welche den gleichen Teilen in je einem Stadium 1 und einem Imaginalstadium entnommen sind. Diese Größen werden an solchen, in sich einheitlichen, ungeteilten Skeletstücken oder Skeletbezirken gemessen, von denen man annehmen darf, daß sie im Verlaufe der nachembryonalen Metamorphose eine konstante, mit dem Wachstum des Tieres gleichen Schritt haltende Größenzunahme erfahren, im Unterschiede zu allen solchen Muskeln, von denen man in Anbetracht der wechselnden Stärkeverhältnisse eine relativ konstante, dem Wachstum des Tieres entsprechende Größenzunahme von vornherein nicht erwarten darf, und bei denen man daher relative Größenverschiedenheiten in den einzelnen Stadien voraussetzen muß. Der Faktor wird aus den Maßunterschieden der gleichen Skeletteile beider Stadien durch Division des am ersten Stadium gewonnenen Maßes in das an der Imago erhaltene berechnet.

Indem also mit diesem Faktor sämtliche am Stadium 1 gewonnenen Maße, z. B. der Muskeln multipliziert werden, erhält man aus den relativen Größen absolute Größen mit direkt vergleichbaren Maßzahlen. Man erfährt auf diese Weise, ob sich ein Muskel in der Imago relativ vergrößert oder verkleinert hat.

Von Chitinteilen (vgl. auch VOSSELER 1905, S. 321) kann als Grundlage zur Berechnung des Faktors, z. B. die Längenausdehnung des dritten Abdominaltergits *IIIa, t* gelten, in welchem keine allgemeinen Änderungen im Chitinskelet und in der Muskelverteilung angenommen zu werden brauchen. Im vorliegenden Falle z. B. wird demnach die Größe des dritten Abdominaltergits im Stadium 1 durch Multiplikation mit dem gewonnenen Faktor dem imaginalen Tergit an Größe gleich gemacht, während alle übrigen, für das erste Stadium berechneten Größen auf eine entsprechende Höhe gebracht werden. Es werden auf diese Weise die an den Muskeln gewonnenen — hinsichtlich des Stadium 1 also vergrößerten — Maßzahlen beider Stadien direkt vergleichbar, und es kann die Veränderung — sei es eine Zunahme oder Abnahme der Muskelstärke während der Metamorphose — ziffernmäßig ausgedrückt werden. Dem entspricht die vorstehende Tabelle:

Die darin enthaltenen Zahlen geben bereits eine gute Grundlage für eine Abschätzung der die Stärkeverhältnisse jugendlicher und imaginaler Muskulatur betreffenden Veränderungen ab; einer viel umständlicheren Abnahme von Maßen an Exemplaren des Übergangs- und Normalzustandes des Stadium 1 und einer komplizierten Rechnung würde es jedoch bedürfen, diese Größen völlig genau anzugeben: Es müßten die Mittelwerte für den Flächeninhalt des Muskelquerschnittes, welche aus Berechnungen an verschiedenen Stellen je eines Muskels gewonnen werden, miteinander verglichen werden und es würden dabei noch folgende Fehlerquellen zu berücksichtigen sein:

Nicht alle Muskeln sind gleichmäßig und genau quer getroffen, die Kontraktionszustände der Tiere und der einzelnen Muskeln sind ungleich, wobei zu beachten ist, daß nach den bei Wirbeltieren gemachten Erfahrungen die Maximalverkürzung eines Muskels nur um den zehnten Teil seiner Gesamtlänge im gedehnten Zustande möglich ist.



Textfig. 8.

(Entspricht der Textfig. 6.) Links: Ventralervorderer Bezirk des dritten Hinterleibssegmentes von einem Normalzustande des Stadium 1. Rechts: dgl. hinterer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes. (141 u. 142. Schnitt kombiniert aus der Serie Nr. 5, vgl. die Erklärung auf S. 606ff. u. 609). Etwas weiter vorn als vorige Figur, vgl. diese. Links ist der Übergang zum zweiten Abdominalsegment durch den *IIa,ipm5* (29) angedeutet.

Die Ernährungszustände sind verschieden, je nach dem sich das Tier in einem Zustande vor oder nach der Häutung befindet.

Ferner muß die individuelle Größe der Tiere berücksichtigt werden, die sich allerdings mehr an den Maßen an der Imago bemerkbar macht. Dies sind alles Verhältnisse, die sich zum Teil unserer Beurteilung und Korrektur ganz entziehen und kaum jemals auf zwei verschiedenen Schnittreihen übereinstimmen würden.

Da die in obiger Tabelle gegebenen Maße an Tieren gewonnen wurden, die sich in einander ähnlichen Kontraktionszuständen — wahrscheinlich ist der Übergangszustand Nr. 9 des ersten Stadiums besonders stark kontrahiert — und Ernährungsverhältnissen befinden, so scheinen sie mir ungeachtet einer gewissen Bedingtheit und Einschränkung ihres Wertes dennoch brauchbare Anhaltspunkte im allgemeinen zu bieten und daher für unsere Zwecke auszureichen. Zur Beurteilung der normalen Stärkeverhältnisse von Muskeln im Bereich der abdominalen Flankenhaut kommen erst die Verhältnisse vom dritten Abdominalsegmente ab in Betracht, da die Stärke und Ansatzverhältnisse im zweiten Abdominalsegmente im Anschluß an die Ausbildung einer Pleuralplatte und des Parasternum, in Kombination mit dem der Rückbildung anheimfallenden ersten Abdominalsegmente, gestört und in spezieller Hinsicht weiter entwickelt sind (vgl. 1905, S. 376). Die Maße des dritten Abdominalsegmentes liegen daher der Tabelle zugrunde. Noch weniger geeignet sind die Thoracalsegmente.

9) (1905: 6) Musculus lateralis primus, *IVa* bzw. *IIIa pm1*, segmentaler kurzer sternalpleuraler Flankenmuskel (vgl. Fig. 21 bzw. 20). Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel, ist aber relativ bedeutend schwächer entwickelt als dort.

10) (1905: 7) Musculus lateralis secundus, *IVa* bzw. *IIIa pm2*, segmentaler langer sternalpleuraler Flankenmuskel (vgl. Fig. 21 bzw. 20). Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel und ist gleichfalls relativ schwächer als dieser.

Beide Muskeln zusammen genommen sind in der Imago um mehr als die Hälfte relativ stärker entwickelt.

11) (1905: 8) Musculus lateralis tertius, *IVa* bzw. *IIIa pm3*, segmentaler hinterer kurzer sternalpleuraler Flankenmuskel (Fig. 21 bzw. 20). Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel auch hinsichtlich der auf den imaginalen Querschnitten besonders deutlichen Zweiteiligkeit. Er ist jedoch hier im Übergangszustand des ersten Stadiums ein wenig stärker als in der Imago.

12) (1905: 9) Musculus lateralis quartus, *IVa* bzw. *IIIa pm4*, segmentaler langer tergalpleuraler Flankenmuskel (vgl. Taf. XXIIf., Fig. 21 bzw. 19, 20).

Er entspricht dem Befunde in der Imago ebenso wie der folgende:

13) (1905 : 10) Musculus lateralis quintus intersegmentalis, I*Va* bzw. *IIIa ipm5*, intersegmentaler langer tergalpleuraler Flankenmuskel (vgl. Fig. 21 bzw. 19, 20).

Beide Muskeln stellen zwar an ihrer tergalen Ursprungsstelle eine einheitliche, breite, platte Muskelmasse dar, ihre Fasern aber halten sich hier wie in der Imago völlig getrennt in der Art, daß *pm4* dicht vor *ipm5* entspringt. Sie geben im Stadium 1 dem Seitenmuskel *ldvm2* an Stärke nichts nach, während sie ihn darin in der Imago beträchtübertreffen. Dies beruht, abgesehen von der Rückbildung des *ldvm2*, besonders auf der ganz erheblichen — um mehr als die Hälfte — relativen Verstärkung des intersegmentalen Muskels *ipm5* derart, daß letzterer im Übergangszustande der Imago den *ldvm2* an Stärke fast erreicht.

14) (1905: 11) Musculus lateralis sextus parastigmaticus, *IVa* bzw. *IIIa pstm6*, segmentaler mittlerer langer sternalpleuraler Flankenmuskel (vgl. Fig. 21 bzw. 19, 20).

Er entspricht den bei der Imago gemachten Beobachtungen ebenso wie der folgende:

15) (1905: 12) Musculus lateralis stigmaticus, *IIIa stm*, segmentaler langer sternalpleuraler Flankenmuskel. Die dem neu aufgefundenen echten Stigmenmuskel zukommende frühere Bezeichnung ist nunmehr zu ändern in: Flankenmuskel des Stigma (vgl. Fig. 19—21).

Beide an ihrer sternalen Ursprungsstelle vereinigten Muskeln sind, wie die im Übergangszustande des ersten Stadiums gewonnenen, infolge des unbestimmten Faserverlaufs nicht ganz exakt anzugebenden Maße zeigen, in der Imago relativ etwas schwächer ausgebildet.

Nachtrag zu der Imago: Im Anschluß an die bei der Betrachtung des imaginalen Skelettes (S. 312) gegebenen Beschreibung kann die Ansatzstelle des Muskels genauer dahin ergänzt werden, daß er an der Unterfläche des chitinösen Vorsprungs, in welchem der verstärkte Rahmen des vorderen Peritrema ventralwärts endet (vgl. Krancher 1881) ansetzt.

Funktionell kann er als Stigmenöffner wirken, indem er entsprechend seinem nach hinten und oben schrägen Verlauf den unteren Teil des vorderen Peritrema nach vorn zieht; doch scheint diese Bewegungsmöglichkeit, wie mir Versuche zeigten, keine ausgiebige zu sein, sondern es scheint das Offenstehen der Stigmen zudem durch Elastizität gewährleistet zu werden.

Stigmenmuskel.

16) Musculus stigmaticus constrictor peritrematis, *IVa* bzw. *IIIa stim*, echter Stigmenmuskel als Stigmenschließer (vgl. Taf. XXVII, Fig. 35, der Imago).

Er gleicht dem in der Imago vorhandenen Muskel.

Nachtrag zu der Imago: Dieser relativ kräftige, parallelfaserige, kurze Muskel entspringt dem vorigen genau gegenüber unterhalb der Stigmenöffnung an der Oberfläche des aufgebogenen Chitinvorsprungs (Zapfens, vgl. KRANCHER 1881), in welchen der verdickte Rahmen des vorderen Peritrema ventralwärts fortgeführt ist. Er verläuft in der Fortsetzung des vorigen Muskels über den untersten Teil der Stigmenspalte und über etwa das unterste Drittel der hinteren, das Stigma umfassenden Chitinplatte hinweg an den Hinterrand und die Hinterfläche dieser Platte, in deren Mitte er ansetzt.

Durch seine Kontraktion zieht er die hintere Chitinplatte des Stigma schräg abwärts nach vorn gegen den Rahmen der vorderen Chitinplatte, indem der Chitinzapfen der letzteren als Punctum fixum gilt. Dadurch werden die Ränder der vorderen und hinteren Chitinplatte aneinandergepreßt und das Stigma ist geschlossen.

Dieser Muskel wurde in der Imago nicht beschrieben, da er erst bei der Untersuchung an imaginalen Frontalschnitten gefunden wurde. Wenn man ihn kennt, so ist er bei freihändiger Präparation an gefärbten Objekten der Imago noch am ehesten im ersten Hinterleibssegment zu sehen, wo er besonders groß ist. Da er genau als Fortsetzung des vorigen *stm* erscheint, und die beide Muskeln trennende feine Leiste schwer zu sehen, geben neben Schnitten das Totalpräparat erst bei starken Vergrößerungen (etwa 250) über ihn völlige Gewißheit.

Das zweite Abdominalsegment IIa.

(vgl. Textfig. 9—20; Taf. XIX ff., Fig. 7—21, 22, 29, 35, 36; Schema I—VI, Fig. 37—42; vgl. Bd. CI.)

Längsmuskeln.

Die ventrale Längsmuskulatur.

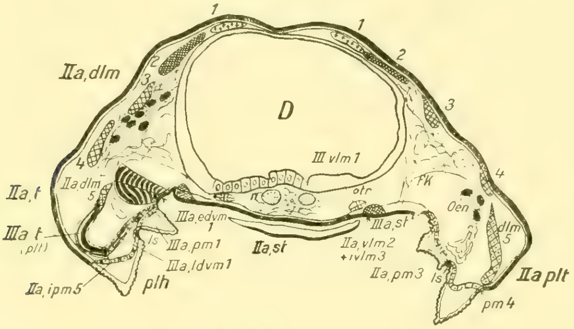
17) (1905: 13) Musculus ventralis primus, *IIa vlm1,* intersegmentaler medianseitiger ventraler Längsmuskel (vgl. Taf. XXIII, Fig. 21).

Dieser wie im dritten und vierten Abdominalsegment sehr schwache Muskel entspricht dem bei diesem beschriebenen Verlaufe. Von einer Zweiteiligkeit konnte gegenüber der Imago nichts bemerkt werden.

18) (1905: 14) Musculus ventralis secundus, *IIa vlm2,* intersegmentaler lateraler Längsmuskel und

19) (1905: 15) Musculus ventralis tertius *IIa ivlm3,* doppelt intersegmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (vgl. Fig. 19, 20).

Diese beiden Muskeln bewahren im Übergangszustande des Stadium 1 untereinander einen engeren Zusammenhang als in der Imago. Vorn im Querschnitt deutlich unterschieden, sind sie in der Mitte eine völlig einheitliche Masse und erst hinten gemäß ihres Ansatzes wieder getrennt. Über ihren Faseraustausch mit dem metathoracalen Längsmuskel *IIIivlm1* (45) vergleiche das bei diesem Gesagte (S. 708). Im übrigen gleichen sie dem Befunde in der Imago; es findet auch keine Überkreuzung dieser durchaus parallelen Muskeln statt.



Textfig. 9.

Links: Intersegmentaler Bezirk, d. h. Übergangsbezirk des zweiten Abdominalsegmentes zum dritten Abdominalsegmente von einem frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. Rechts: Hinterster Bezirk des zweiten Abdominalsegmentes dgl. (109. Schnitt der Serie Nr. 8, vgl. die Erklärung auf S. 606ff. u. 609.) Links entfernt sich die dorsale Längsmuskulatur des zweiten Abdominalsegmentes *IIa,dlm1—5* von der tergalen Fläche, um dem erst in den folgenden Schnitten getroffenen (bis Textfig. 6) Vorderrand des dritten Abdominaltergits zuzustreben. Nur der *IIa,dlm5* hat bereits im pleurotergalen Teil (*plt*) des dritten Abdominaltergits *IIIa,t* zu einem Teile Ansatz gefunden. (Die im Präparate durch eine Schnittverschiebung gestörte Lage dieses Teiles, vgl. photographische Wiedergabe auf Taf. XXV, ist in dieser Zeichnung korrigiert.) Der intersegmentale *IIa,ipm5* (29) und der *IIIa,pm1* (9) begegnen sich in der Seitenfurche *ls* des Flankenwulstes *plh* an einem Chitinplättchen. Das Sternit gehört dem dritten Abdominalsegment an und zeigt den Ansatz des *IIa,vlm2* (18), während die dem *IIa,ivlm3* (19) entsprechende Fasermasse weitergeht. *IIIa,pm1* ist aus dem folgenden, dem 110. Schnitt ergänzt. Die photographische Wiedergabe dieses Schnittes auf Taf. XXV, Fig. 28, gibt eine Andeutung von der histologischen Beschaffenheit der Oenocyten *oen*.

Die dorsale Längsmuskulatur.

20) (1905: 16) Musculus dorsalis *IIa dlm1—5*, intersegmentaler dorsaler Längsmuskel (vgl. Fig. 7—18, Taf. XXIV, Fig. 22).

a. Eine medianpaarige eutergale Gruppe *dlm1—4*.

b. Ein lateraler, pleurotergaler Muskel *dlm5*.

Für die im Vergleich mit der Imago sich ergebenden Abweichungen gilt das zum dritten und vierten Abdominalsegment Gesagte (vgl. 3, S. 644).

Quermuskel, Transversalmuskel.

21) (1905: 17) Musculus ventralis transversus, *IIa rm*, segmentaler ventraler Quermuskel, Transversalmuskel (vgl. Fig. 19, 20). Für ihn gilt das für den Quermuskel der vorhergehenden Segmente Gesagte, vgl. *IVa* und *IIIa rm* (4).

Die Dorsoventralmuskulatur.

Mittlere mediale innere echte Dorsoventralmuskeln.

22) Musculus dorsoventralis primus embryonalis, *IIa edvm1*, segmentaler medialer vorderer Dorsoventralmuskel (vgl. Fig. 11—18). Er ist in der Imago nicht vorhanden.

Dem homologen Muskel im vierten und dritten Abdominalsegment (5) völlig entsprechend ist er sehr wenig, doch merklich schwächer als dieser. Er setzt unten vor dem Quermuskel *rm* (21) an der Parasternalplatte *pst* mit breiter Ansatzfläche an (vgl. Textfig. 17).

23) Musculus dorsoventralis secundus embryonalis, *IIa edm2*, segmentaler medialer hinterer Dorsoventralmuskel (vgl. Fig. 10—19, 22, vgl. Nr. 21).

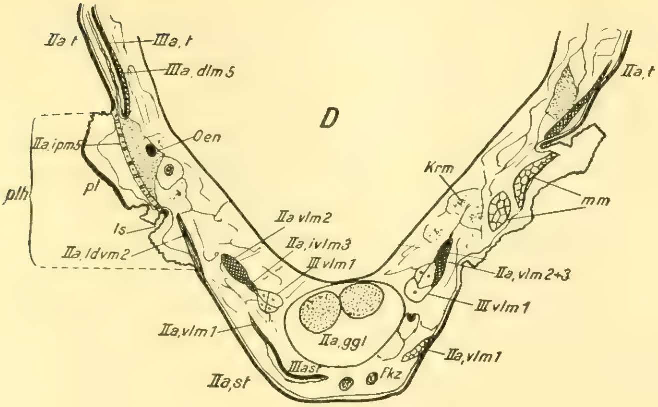
Er ist in der Imago nicht vorhanden.

Auch dieser Muskel gleicht dem im vierten und dritten Abdominalsegment beschriebenen (6) und ist gleichfalls ein wenig schwächer als dieser. Er setzt in der hinteren Seitenfläche des Sternits an.

Indem beide Muskeln nur im Übergangszustande des ersten Stadiums vorhanden sind, fallen sie der S. 648ff. erwähnten Rückbildung anheim: Reste derselben wurden in älteren Zuständen des ersten Stadiums angetroffen, jedoch weist in diesen der zwischen den hinteren Ansatzstellen der ventralen Längsmuskeln des Metathorax *IIIvlm2 + 3* (46) und *IIIvlm4 + 5* (47) und dem Quermuskel *IIa rm* (21) befindliche freie Raum an der Parasternalplatte auf den ehemaligen breiten Ansatz des vorderen dieser Muskeln hin (vgl. Textfig. 22, 23).

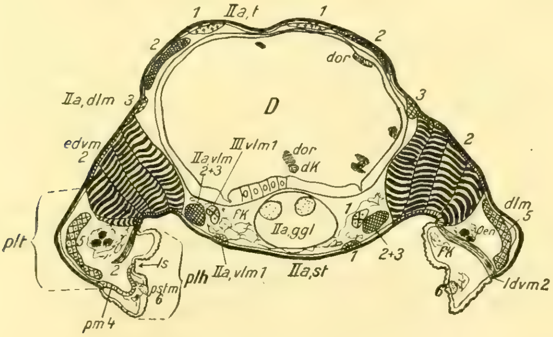
Ein Vergleich ferner der Querschnittbilder (Textfig. 17 [20]) für den vorderen *IIa edvm1* und für den hinteren Dorsoventralmuskel *IIa edvm2* (Textfig. 12 u. 11) zeigt das bezüglich der ventralen Ansatzstellen am Parasternum *pst* (vor dem *rm*) bzw. am Sternit (hinter dem *rm*) verschiedene Verhalten beider Muskeln.

Hinsichtlich der folgenden Muskeln ergeben sich für die mit der Abtrennung einer Parasternalplatte eingetretenen Lageverschiebungen innerhalb der dorsoventralen und flankenständigen Muskulatur gleiche Verhältnisse wie in der Imago, so daß das 1905 gegebene Schema I, S. 373, zugrunde gelegt werden darf.


IIa t
IIIa, t
IIIa. dlm 5
D
IIa, t
IIa. ipm5
Oen
plh
pl
Krm
mm
ls
IIa vlm2
IIa. ldvm2
IIa, ivlm3
III vlm1
IIa, vlm 2+3
III vlm 1
IIa, vlm1
IIa, ggl
IIa, vlm1
IIIast
IIa, st
fkz

Textfig. 10.

(Entspricht der Textfig. 9, vermittelt links zwischen dieser und der folgenden Textfig. 11.) Links: Ventraler hinterster Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes von einem Normalzustande des Stadium 1. Rechts: dgl. mittlerer Segmentbezirk (keine laterale Dorsoventralmuskulatur getroffen!) (136. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. die Erklärung S. 606 ff. u. 609.) Links entspringt bereits *IIIa,dlm5*, während dort in Textfig. 9 der *IIa,dlm5* endet. Ebendort sternale Abgabe eines Astes *1a* seitens des metathoracalen ventralen Längsmuskels *IIIivlm1* an das dritte Abdominalsternit in den nach hinten folgenden Schnitten (vgl. vorher). Die infolge des starken Kontraktionszustandes nicht näher bestimmbare Muskelmasse *mm* enthält die sternalpleuralen Muskeln *stm pstm6*, *pm3*.


1
IIa, t
1
2
2
dor
IIa, dlm 3
3
D
edvm 2
III vlm1
dor
dK
2
IIa vlm 2+3
fK
1
dlm 5
Oen
plt
IIa, ggl
2+3
fK
ls
2
plh
IIa, vlm1
IIa, st
1
ldvm2
pstm 6
6
pm4

Textfig. 11.

Hinterer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (105. Schnitt der Serie Nr. 8. vgl. die Erläuterungen auf S. 606 ff. u. 611.) Die Figur zeigt, mit dem 102. Schnitt, Textfig. 12 zusammen, in symmetrischer und in sehr typischer Weise die Nebenordnung eines lateralen Dorsoventralmuskels *ldvm* — tergal gesondert durch den lateralen dorsalen Längsmuskel *dlm5* im pleurotergalen Bezirk *plt* des Tergits — neben den medialen Dorsoventralmuskel *edvm*. Auch die Anordnung der dorsalen Längsmuskulatur *dlm* ist auf diesem Schnitt von schematischer Regelmäßigkeit; der *dlm4* (20) ist hier vorn jedoch schon nicht mehr getroffen. Die im hinteren Abschnitte des Segmentes regelmäßig angeordneten Oenocytenansammlungen vgl. mit Textfig. 9. Der *IIIivlm1* hat einige Schnitte dieser Serie vorher einen Ast *1a* an *IIa*, *vlm2* + *3* abgegeben und hat sich hier von ihnen bereits wieder entfernt (vgl. Tafelfig. 22).

Die Seitenmuskulatur, Flankenmuskulatur.

Dorsoventrale Seitenmuskeln.

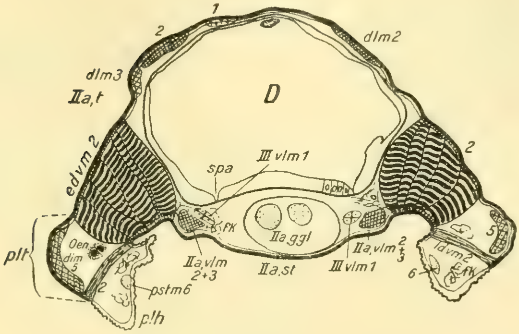
24) (1905: 30) Musculus dorsoventralis lateralis primus, *IIa ldvm1*, segmentaler lateraler vorderer dorsoventraler Seitenmuskel — M. intersegmentalis, rotator abdominis, *Ia ism*, intersegmentaler Dorsoventralmuskel (vgl. Fig. 16—18).

Für diesen bandartig breiten platten Muskel gilt das unter Nr. 7 für das erste Stadium Gesagte. Er setzt breit am Parasternum unmittelbar neben dem medialen Dorsoventralmuskel *edvm1* (22) an. Von ziemlich gleicher Stärke wie die ihm entsprechenden Muskeln im vierten und dritten Abdominalsegment wird er wie diese im Verlauf der Metamorphose gleichfalls relativ schwächer, ist aber im Übergangszustande der Imago kräftiger als sie.

Nachtrag zu der Imago.

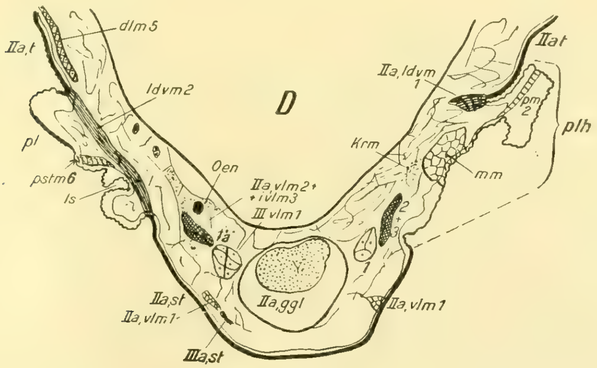
Eine nähere Bestimmung der tergalen Ansatzstelle auch im Vergleich mit der Schnittserie zeigt, daß sich während der allmählichen Verbreiterung des Muskels eine vordere Faserpartie ohne den Zusammenhang aufzugeben, von dem Muskel absondert und noch eine Strecke seitlich in der Intersegmentalfalte ansetzt (vgl. Fig. 35 u. 36).

Wenn auch ferner der Ansatz an der Parasternalplatte im ganzen als spitz bezeichnet werden konnte, so divergieren doch hier wiederum die Fasern des konvergierenden Muskels. Der Muskel ist bei freihändiger Präparation im Imaginalstadium leicht zu finden, infolge der durch das Auftreten eines freien Parasternum und durch einen gewissen Antagonismus zum *Ia ldvm2* (39), (vgl. S. 377, 1905) veranlaßten kräftigen Ausbildung; er wurde jedoch als ein dem ersten Abdominalsegment angehöriger intersegmentaler Dorsoventralmuskel aufgefaßt, einmal infolge seiner Anheftung vor dem Quermuskel *rm*, sodann weil kein Vergleichsmuskel in den vom dritten ab sich normal verhaltenden Abdominalsegmenten gefunden wurde. Es blieb deshalb nichts andres übrig (vgl. 1905, S. 378, letzte Zeile) als zu seiner Auffassung die im Thorax vorliegenden Verhältnisse heranzuziehen und ihn mit dem dortigen intersegmentalen Dorsoventralmuskel in Vergleich zu setzen, trotzdem sich in der lateralseitigen Anheftung des *Ia ism* (= *IIa ldvm1*) am Tergit außerhalb der dorsalen Längsmuskulatur eine erhebliche Abweichung vom Verhalten der innerhalb der dorsalen Längsmuskulatur am Tergit angehefteten thoracalen *I*, *II*, *IIIism* ergab (vgl. Schema *1* zu S. 375 und Textfig. 1*a*, 1905).


1
2
dlm2
dlm3
IIa,t
D
edvm2
IIIvlm1
spa
2
plt
Oen
dlm 5
FK
IIa,ggl
IIa,vlm 2+3
IIa,st
IIa,vlm 2/3
IIIvlm1
5
6
ldvm2
FK
2
pstm6
plh

Textfig. 12.

Hinterer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1, (102. Schnitt der Serie Nr. 8, vgl. die Erläuterungen auf S. 606ff. u. 611.) etwas weiter vorn als Textfig. 11. Die Figur gleicht ziemlich genau dem entsprechenden Schnitt durch das dritte Abdominalsegment, vgl. Textfig. 4 (u. 1). Vgl. die Erklärung zur Textfig. 11. Der im zweiten Abdominalsegment besonders kräftig entwickelte und bei seinem Ursprunge von der Parasternalplatte *pst* sehr schräg nach hinten verlaufende *pstm6* ist hier im Querschnitt getroffen. Das Stigma mit den zugehörigen Muskeln erscheint im dritten Schnitt vorher. — Eigentümliche symmetrische Spalten *spa* in der ventralen Schleimhaut des Darmes jederseits bedürfen einer Deutung. Hierzu die photographische Wiedergabe des Schnittes auf Taf. XXV, Fig. 29, welcher die histologischen Verhältnisse der Darmschleimhaut und die Querstreifung der Muskeln veranschaulicht.


IIa,t
dlm5
ldvm2
D
pl
pstm6
ls
Oen
IIa,vlm2+ +ivlm3
IIIvlm1
1a
IIa,st
IIa,vlm1
IIIa,st
IIa,ggl
IIa,vlm1
1
2+3
IIat
IIa,ldvm 1
pm 2
plh
Krm
mm

Textfig. 13.

(Zu den Textfig. 11 u. 12 gehörig.) Links: Ventraler hinterer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes im Normalzustand des Stadium 1. Rechts: dgl. vorderer Bezirk. (133. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. Erklärung, S. 606ff. u. 609.) Die Figur kann links unmittelbar mit der vorhergehenden Fig. 11 u. 12, besonders mit der letzteren verglichen werden; sie zeigt ziemlich genau die gleiche Stelle des Querschnittes, vgl. den *pstm6* und die Reste von Oenocyten *Oen* u. *Krm*; links ist der vom *IIIivlm1* abgegebene Ast *1a* bereits mit der lateralen Längsmuskelgruppe vereinigt. Die Verflachung der Flankenhaut *plh* rechts weist auf das Auftreten der Parasternalplatte nach vorn zu hin.

Unter Aufrechterhaltung jedoch der 1905, S. 379, aufgeführten kinematischen Gesichtspunkte ergibt sich auf Grund der neuen Befunde im Stadium 1 nunmehr eine neue morphologische Anschauung; sie beruht auf folgendem:

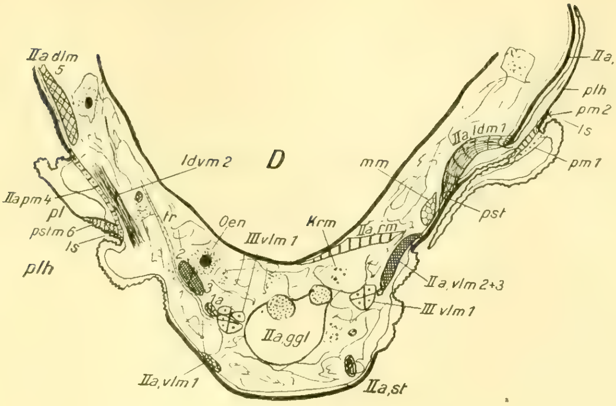
Infolge des Auftretens der so vergänglichen medialen echten Dorsoventralmuskulatur im Abdomen (22, 23) besteht ein scharfer Gegensatz zwischen dieser und der seitlichen Dorsoventralmuskulatur (vgl. S. 697). Die Durchführung dieser Grunderkenntnis verbietet die Homologie zwischen dem thoracalen intersegmentalen Dorsoventralmuskel, z. B. *IIism*, welcher der medialen Dorsoventralmuskulatur angehört und diesem typisch lateralen Dorsoventralmuskel *ldvm1*.

Unter Bestätigung der Homologien der hinteren dorsoventralen Seitenmuskeln also z. B. des *IIa ldvm2* (= *IIa dvm*) ergibt sich für den *IIa ldvm1* (*Ia ism*, 1905) durch Auffindung der im Imaginalstadium so sehr rückgebildeten vorderen dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm1* im dritten und vierten Abdominalsegment (7) die Möglichkeit einer direkten Homologisierung mit letzterem, wobei auch in der Anheftung vor dem Quermuskel *rm* (4, 21) Übereinstimmung herrscht. Es ist demnach der 1905 als *Ia ism* beschriebene Dorsoventralmuskel als segmentaler vorderer dorsoventraler Seitenmuskel erwiesen, ein Charakter, der durch den imaginalen Befund nicht ausreichend erkannt werden konnte.

25) (1905: 18) Musculus dorsoventralis lateralis secundus, *IIa ldvm2*, segmentaler hinterer dorsoventraler Seitenmuskel = M. dorsoventralis, *IIdvm* in der Imago 1905 (vgl. Taf. XXII, Fig. 18, Taf. XXIV, Fig. 22).

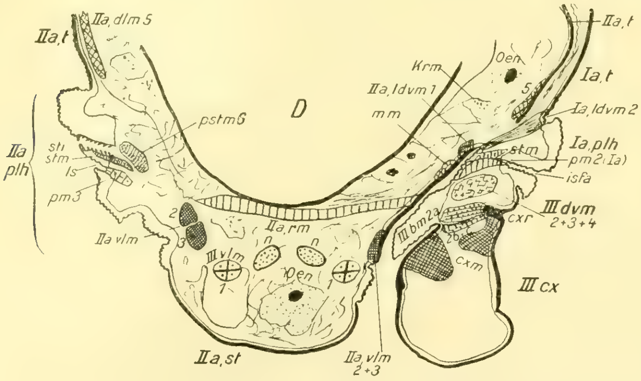
Er entspricht im allgemeinen dem Befunde in der Imago.

Die für den gleichen Muskel im vierten und dritten Abdominalsegment unter Nr. 8 gegebene Beschreibung trifft für ihn gleichfalls zu. Durch seinen Ursprung inmitten (im mittleren Drittel) des tergalen Seitenrandes weicht er vom Verhalten in der Imago etwas ab, wo er (vgl. Fig. 35 und Fig. 36) individuell mehr oder weniger im hinteren Drittel unmittelbar vor dem *pm4* entspringt. Es vollzieht sich also im Verlaufe der Metamorphose eine geringe Verschiebung der Fasermasse nach hinten, wodurch bei dem erwähnten Antagonismus zum *IIa ldvm1* für das Stadium 1 somit ein primärer Zustand zum Ausdruck kommt. Im Imaginalstadium erscheint er auf Schnitten ein wenig schwächer als der vorhergehende *ldvm1*.


IIa dlm 5
D
ldvm 2
IIapm 4
pl
pstm 6
ls
plh
tr
Oen
IIIvlm 1
Krm
IIa rm
mm
IIa ldm 1
IIa, t
plh
pm 2
ls
pm 1
pst
IIa, vlm 2+3
III vlm 1
1a
1
2
3
IIa, ggl
IIa, vlm 1
IIa, st

Textfig. 14.

(Den Textfig. 11 u. 12 entsprechend.) Links: Ventraler hinterer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes im Normalzustand des Stadium 1, etwas weiter vor der vorigen Figur. Rechts: dgl. vorderster Bezirk. (130. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. Erklärung S. 606 ff. u. 609.) Vgl. die Erklärung zu Textfig. 13. Beide Figuren veranschaulichen wiederum den Fortfall der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm*. Der an die seitliche ventrale Längsmuskulatur abgehende Ast *1a* des metathoracalen *IIIivlm1* (45) entspringt hier von letzterem. Obwohl der *ldvm2* (25) schon nicht mehr vollständig getroffen ist, tritt infolge der Verschiebungen hier der *pm4* (28), vgl. Textfig. 11, auf. Rechts tritt die abdominale Parasternalplatte *pst*, das Ursprungscentrum sehr zahlreicher Muskeln auf (vgl. Taf. XXVI, Fig. 36, XXVII, XXVIII, Fig. 35, 37, 38 und Bd. CI, Fig. 39—42, 46). Links: Vorderende der Pleuralplatte *pl*.


IIa, dlm 5
IIa, t
IIa plh
sti
stm
ls
pm 3
pstm 6
D
2
3
IIa vlm
IIa, rm
n
n
n
III vlm
1
Oen
1
IIa, st
IIa, vlm 2+3
Krm
IIa, ldvm 1
mm
Oen
5
IIa, t
Ia, t
Ia, ldvm 2
Ia, plh
stm
pm 2 (Ia)
isfa
III dvm 2+3+4
cxr
III bm 2a
2b
cxm
III cx

Textfig. 15.

Links: Ventraler mittlerer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes im Normalzustande des Stadium 1. Rechts: vorderster Raum des zweiten Hinterleibssegmentes (über *mm* vgl. Textfig. 10 u. *IIa,ldvm1*!) und Raum des ersten Hinterleibssegmentes, ventral mit metathoracalen Anteilen. (127. Schnitt, kombiniert mit dem 128. aus der Serie Nr. 5, vgl. Erklärung S. 606 ff. u. 609.) Der ventrale Transversalmuskel *IIa,rm* gibt einen Anhaltspunkt zur Bestimmung der vorderen und hinteren Hälfte des zweiten Abdominalsegmentes; der Schnitt liegt links zwischen dem vorderen und hinteren Dorsoventralmuskel und trifft oberhalb der Seitenfurche das Stigma, ferner die mittleren sternalpleuralen unterbrochenen Flankenmuskeln. Rechts drängt sich infolge der starken rechtsseitigen Kontraktion die Muskulatur eng zusammen; mit dem Anschluß der Hinterhüfte *IIIcx* an das erste Abdominalsegment tritt jenseits der Intersegmentalfalte *isfa* metathoracale Muskulatur auf.

Unterbrochene sternalpleurale und tergalpleurale Seitenmuskeln.

Atemmuskeln im engeren Sinne.

Aus dem bei der Deutung des dorsoventralen *Ia ldvm2* (39) und des intersegmentalen tergalpleuralen *ipm5* (41) Flankenmuskels im Zusammenhang angegebenen Gründen und in Anbetracht des unbestimmten Verlaufs der Fasern in dieser 1905 beschriebenen Gruppe ist ein Vorkommen des kurzen sternalpleuralen Flankenmuskels *IIa pm1* nicht annehmbar.

26) (1905: 19, 20) Musculus lateralis secundus, *IIa pm2*, segmentaler vorderer langer sternalpleuraler Flankenmuskel (vgl. Fig. 19, 20).

Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel auch in seinem Verlauf lateralseitig hinter dem *IIa ldvm1* (24) und in dem gleichen, aber getrennten Ursprung an der Parasternalplatte.

Nachtrag zu der Imago.

Die mikroskopische Nachuntersuchung zeigt den zarten in gestrecktem Zustande aber sehr breiten und sehr platten Muskel etwas kräftiger als in den vorhergehenden Segmenten. Er entspringt sternal gesondert von *IIaldvm1* weit mehr medianwärts von ihm und setzt hoch in der Flankenhaut vor dem Stigma und in den vorderen Faserpartien hoch über dasselbe hinausreichend an.

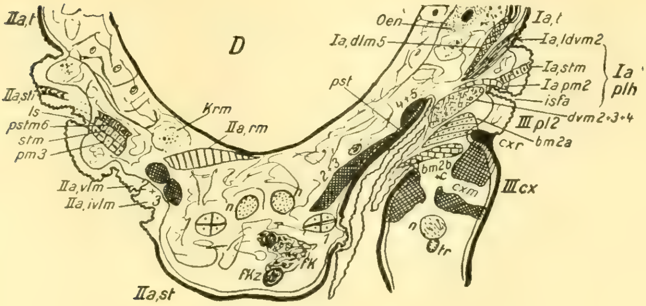
Vergleichende Betrachtung und Deutung.

Als hoch ansetzender sternalpleuraler Flankenmuskel entspricht dieser trotz unbestimmter Gruppenbildung einheitliche Faserkomplex in Form und Ansatzverhältnissen durchaus dem *pm2* im dritten und vierten Hinterleibssegment [vgl. ferner unter *Ia ldvm2* (39) und *Ia ipm5* (41)].

27) (1905: 21) Musculus lateralis tertius, *IIa pm3*, segmentaler hinterer kurzer sternalpleuraler Flankenmuskel (vgl. Fig. 19, 20).

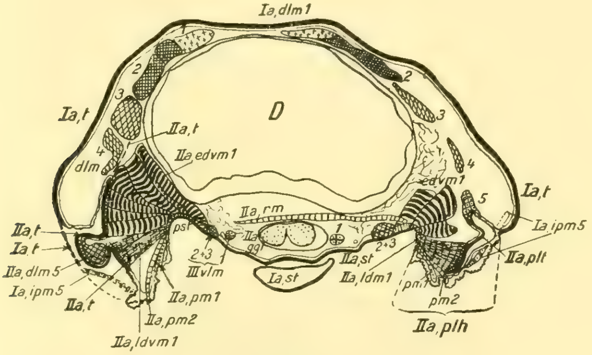
Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel.

Daß er der abgetrennten Parasternalplatte *pst* in seiner ventralen Anheftung gefolgt ist, während der hintere laterale Dorsoventralmuskel am Sternit selbst ansetzt, zeigt einmal die trotz ihrer sehr genäherten ventralen Ansatzstellen in den vierten und dritten Abdominalsegmenten bestehende Unabhängigkeit der beiden Muskeln in dem S. 653, 698 besprochenen gegensätzlichen funktionellen Sinne, so dann auch, daß die in der Parasternalplatte zum Ausdruck gekommene Störung der gleichmäßigen Ausbildung des ventralen Bezirks im sternalen Seitenteile weit nach hinten übergreift.


IIa,t
D
IIa,sti
ls
pstm6
stm
pm3
Krm
IIa,rm
IIa,vlm
IIa,ivlm
3
n
1
fk
fKz
IIa,st
Oen
Ia,dlm5
pst
4+5
2+3
Ia,t
Ia,ldvm2
Ia,stm
Ia pm2
isfa
Ia
plh
dvm2+3+4
III pl2
cxr
bm2a
bm2b
c
cxm
IIIcx
n
tr

Textfig. 16.

Links: Ventraler mittlerer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes im Normalzustand des Stadium 1. Rechts: dgl. Raum des ersten Abdominalsegmentes. (125. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. Erklärung S. 606 ff. u. 609.) Links vgl. vorige Fig. 15. Rechts ist das Epimeron des Metathorax, wie schon in voriger Figur, dem Hüftglied angeschlossen. Ansatz der metathoracalen ventralen Längsmuskeln *IIIvlm2 + 3* und *IIIvlm4 + 5* an der Parasternalplatte *pst*. Im Sternit große, den Kernen der Oenocyten ähnliche Kerne im Fettkörper.


Ia,dlm1
D
2
3
4
dlm
Ia,t
IIa,t
IIa,edvm1
IIa,rm
IIa,t
Ia,t
IIa,dlm5
Ia,ipm5
IIa,t
pst
2+3
1
IIIvlm
IIa,pm1
IIa,pm2
IIa,ldvm1
IIa gg
Ia,st
1
2+3
IIa,st
IIa,ldm1
edvm1
5
Ia,t
Ia,ipm5
IIa,plt
pm1
pm2
IIa,plh

Textfig. 17.

Vorderer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (96. Schnitt der Serie Nr. 8, vgl. die Erläuterungen auf S. 606 ff. u. 611.) Das zweite Segment ist nur noch ventral durch den Schnitt vollständig getroffen. Tergal ist das zweite Abdominaltergit nur noch lateral, im pleurotergalen Bezirk *plt* erhalten, links auch noch im Bereich der vorderen medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm1* und dort durch Strichlinie ein wenig weiter angedeutet. Über das zweite Abdominaltergit wölbt sich das Tergit des ersten Abdominalsegmentes mit seiner typisch entwickelten, fünfteiligen dorsalen Längsmuskulatur, deren fünfter allerdings nur noch rechts getroffen ist; links ist die Kontur des *Ia*-Tergits gemäß dem benachbarten Schnitte vervollständigt, auch der intersegmentale *Ia,ipm5*. Die kurzen Fasern des vorderen sternalpleuralen Flankenmuskels des zweiten Abdominalsegmentes *IIa,pm2* (26) sind hier als *IIa,pm1* bezeichnet, da sie mit dem *Ia,ipm5* (41) zusammentreffen, gemäß der primitiven abweichenden Befunde, die auf dieser Schnittserie sich zeigen, vgl. die Beschreibung auf S. 687. Im übrigen entspricht der symmetrische Schnitt für den vorderen Bezirk dem in Textfig. 12 dargestellten Querschnitt des hinteren Bezirkes, indem er die Nebenordnung eines lateralen Dorsoventralmuskels *ldvm1* neben den medialen Dorsoventralmuskel *edvm* zeigt, welche beide tergal durch den lateralen dorsalen Längsmuskel *dvm5* getrennt sind; der ventrale Ansatzbereich der dorsoventralen Muskeln repräsentiert die Parasternalplatte *pst*.

28) (1905: 22) Musculus lateralis quartus, *IIa pm4*, segmentaler hinterer langer tergalpleuraler Flankenmuskel und

29) (1905: 23) Musculus lateralis quintus intersegmentalis, *IIa ipm5*, intersegmentaler hinterer langer tergalpleuraler Flankenmuskel (vgl. Taf. XXIIf., Fig. 18—20).

Beide Muskeln gleichen — auch hinsichtlich der nicht besonders gemessenen Stärkeverhältnisse — den entsprechenden Muskeln im vierten und dritten Abdominalsegment (12 u. 13). Auch hier halten sich die Fasern bei gemeinsamem Ursprung getrennt, indem — wie auch die nähere Nachuntersuchung an der Imago zeigte — *pm4* dicht vor *ipm5* entspringt (vgl. auch bei *ldvm2*, 25).

30) (1905: 24) Musculus lateralis sextus parastigmaticus, *IIa pstm6*, segmentaler mittlerer langer sternalpleuraler Flankenmuskel (vgl. Taf. XXIIf., Fig. 19, 20).

Er entspricht den bei der Imago gemachten Beobachtungen. Auch im ersten Stadium ist er kräftig ausgebildet.

31) (1905: 25) Musculus lateralis stigmaticus, *IIa stma* + β, segmentaler mittlerer langer sternalpleuraler Flankenmuskel, Flankenmuskel des Stigma (vgl. Fig. 19, 20).

Er entspricht den bei der Imago gemachten Beobachtungen, auch hinsichtlich der Zweiteilung im Faserverlauf.

Stigmenmuskel.

32) Musculus stigmaticus constrictor peritrematis, *IIa stim*, echter Stigmenmuskel als Stigmenschließer.

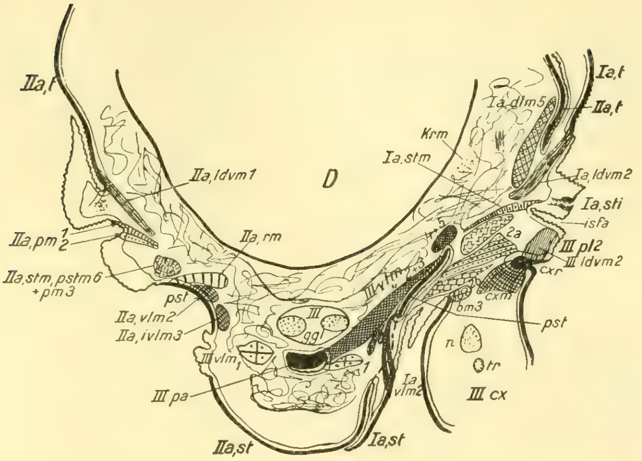
Er gleicht dem in der Imago vorhandenen Muskel.

Als Nachtrag zu der Imago gelten für ihn die im vierten und dritten Abdominalsegment (16) gemachten Angaben.

Das erste Abdominalsegmemt Ia.

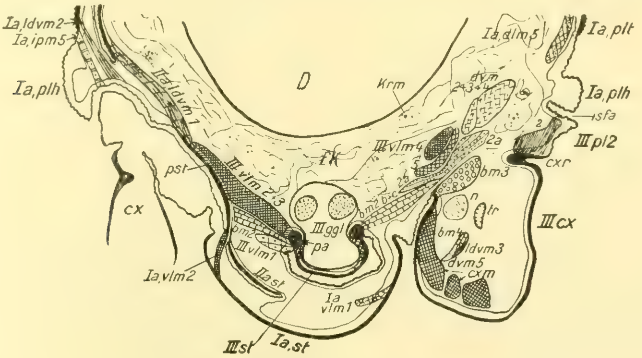
(Vgl. Textfig. 20—29; Tafel XIX ff., Fig. 5—21, 30, 31, 32, 35, 36; Schema I—VI.)

Die etwas abweichenden Befunde im ersten Abdominalsegmente des Stadium 1 gegenüber der Imago erforderten dementsprechend eine besonders sorgfältige Nachuntersuchung der letzteren durch freihändige Präparation und an Frontalschnittserien, wobei besonders durch Berücksichtigung der Form der Muskeln an nicht kontrahierten Tieren mit stark gedehnten Muskeln eine Reihe neuer Einzelheiten in Betracht zu ziehen war; demgemäß erfahren die für die Imago gegebenen Beschreibungen eine ergänzende Erweiterung. Dies betrifft besonders die Ansatzstellen und die Zerlegung in Faserbündel, sowie


IIa,t
Ia,t
Ia,dlm5
IIa,t
Krm
Ia,stm
IIa,ldvm1
D
Ia,ldvm2
Ia,sti
isfa
IIa,pm 1 2
IIa,rm
2a
III pl2
III ldvm2
cxr
IIa,stm,pstm6 +pm3
pst
III vlm 3
cxm
bm3
pst
IIa,vlm2
IIa,ivlm3
III ggl
n
tr
III vlm 1
1
Ia vlm2
III cx
III pa
IIa,st
Ia,st

Textfig. 18.

(Entspricht der Textfig. 17.) Links: Ventraler vorderer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes im Normalzustand des Stadium 1. Rechts: Raum des ersten Abdominalsegmentes. (123. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. S. 606 ff. u. 609.) Der Schnitt entspricht links den im vorigen Schnitt des Übergangszustandes nach Fortfall der medialen Dorsoventralmuskulatur obwaltenden Verhältnissen; die Parasternalplatte *pst* ist hier im Normalzustand nun deutlich zu sehen. An der Wurzel der metasternalen Gabelapophyse *IIIpa* entspringen die medialen ventralen Längsmuskeln. Im ersten Abdominalsegment rechts tritt das Stigma auf (vgl. mit Textfig. 26 u. 27.)


Ia,ldvm2
Ia,ipm5
Ia,dlm5
Ia,plt
Ia,plh
IIa,ldvm1
D
Krm
dvm 2+3+4
Ia,plh
isfa
2
2a
III pl2
III vlm4
fk
cxr
pst
III vlm 2+3
bm3
cx
2a
bm2 b+c
n
tr
III cx
III ggl
bm2
pa
bm4
ldvm3
III vlm1
dvm5
cxm
Ia,vlm2
IIa st
Ia vlm1
III st
Ia,st

Textfig. 19.

(Entspricht der Textfig. 17.) Links: ventraler vorderer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes im Normalzustand des Stadium 1. Rechts ventral: hinterer Metathorax, tergal erstes Abdominalsegment. (119. Schnitt der Serie Nr. 5, kombiniert mit 118., vgl. Erklärung S. 606 ff. u. 609.) Der Schnitt ergänzt die vorige Textfig. 18 zu einem dem gleichen Bezirk im Übergangszustande, vgl. Textfig. 17, entsprechenden Bilde. Abgesehen vom Fehlen der medialen Dorsoventralmuskulatur und dem deutlicheren Auftreten der Parasternalplatte *pst* im Normalzustand treffen in letzterem die *IIa,pm1 + 2* (21) mit dem *Ia,ipm5* (41) nicht zusammen, wie es im Übergangszustande Nr. 8 der Fall ist. Auch treffen die im folgenden Schnitt des Übergangszustandes beobachteten Tatsachen hier nicht zu. Der starken und unsymmetrischen Zusammenziehung der Abdominalsegmente entspricht es, daß in dieser Region drei Sternite zugleich getroffen sind; besonders sind die ventralen Längsmuskeln des ersten Abdominalsegmentes zu beachten. Der Metathorax ist im Schnitt ziemlich symmetrisch. Rechts tritt dessen sternale Beinmuskulatur immer mehr in Erscheinung.

Änderungen in der morphologischen Auffassung einzelner Muskeln. Durch Auffindung eines Stigmenmuskels und durch Umdeutung zweier andrer Muskeln, des *pm2* und *ipm5*, kommen drei neue Muskeln hinzu.

Allgemein kommt in der räumlichen Konzentration der imaginalen Muskulatur gegenüber dem Stadium 1 eine gewisse Rückbildung der Imago zum Ausdruck.

Längsmuskeln.

Ventrale Längsmuskeln.

33) (1905: 26) Musculus ventralis primus, *Ia vlm1*, intersegmentaler medianseitiger ventraler Längsmuskel (vgl. Taf. XXIII, Fig. 21; Textfig. 19, 23).

Hinsichtlich seiner Verschiedenheit von der Imago gelten die Angaben, welche für das vierte, dritte und zweite Abdominalsegment gemacht worden sind, da er dort den entsprechenden Muskeln (17 u. 1) völlig gleicht.

34) (1905: 27) Musculus ventralis secundus, *Ia vlm2*, intersegmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (Textfig. 18).

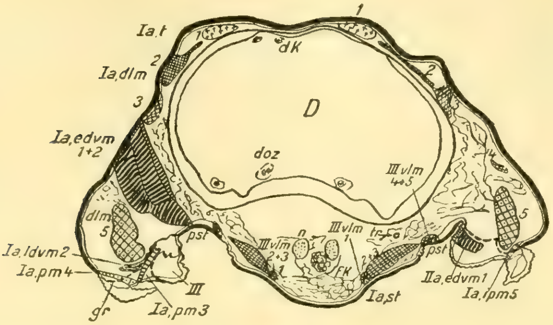
Kräftiger als der vorige entspricht dieser immerhin schwache Muskel den für die Imago geltenden Angaben.

Dorsale Längsmuskeln.

35) (1905: 28) Musculus dorsalis primus — quartus, *Ia dlm 1—4*, intersegmentale mediale dorsale Längsmuskulatur, die eutergale Gruppe (Taf. XIX—XXI, Fig. 7—12).

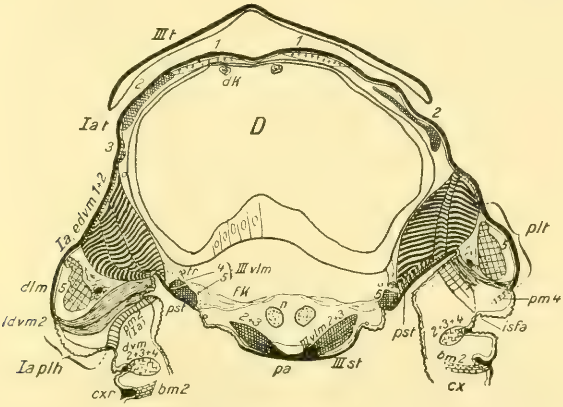
36) (1905: 29) Musculus dorsalis lateralis quintus, *Ia dlm5*, intersegmentaler lateraler pleurotergaler dorsaler Längsmuskel, im tergalen Seitenbezirk (vgl. Taf. XXI f., Fig. 12—16).

Diese beiden Muskeln treten im Imaginalstadium durch die tergale Ursprungsstelle des metathoracalen intersegmentalen Dorsoventralmuskels *IIIism* (52) gesondert auf. Diese regionale Sonderung trifft für das erste Stadium gleichfalls zu und wird durch die mit dem *IIIism* zusammenfallende, gleiche tergale Ursprungsstelle des neuen medialen Dorsoventralmuskels *edvm* (37, 38) besonders betont. Die derartig eintretende Scheidung in eine mediale und laterale dorsale Längsmuskelgruppe entspricht der gleichartigen Unterscheidung im vierten bis zweiten Abdominalsegmente (5, 6, 3, 20, 22 u. 23). Während jedoch nach dem Untergang der medialen Dorsoventralmuskulatur in allen Segmenten im zweiten bis vierten Abdominalsegment ein gleichmäßiger, makroskopisch einheitlicher Muskelbelag festgestellt wurde, blieb im


1
Ia,t
1
dK
2
Ia,dlm
2
3
D
Ia,edvm 1+2
doz
4
IIIvlm 4+5
dlm 5
5
pst
IIIvlm 1
tr
Ia,ldvm2
Ia,pm4
IIIvlm 2+3
n
1
FK
2
3
pst
IIa,edvm1
Ia,pm5
III
gr
Ia,pm3
Ia,st

Textfig. 20.

Hinterster Grenzbezirk des ersten Abdominalsegmentes im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (93. Schnitt der Serie Nr. 8, vgl. Erklärung auf S. 606ff. u. 611.) Die linke Seite enthält nur noch Anteile des ersten Abdominalsegmentes, während die rechte Seite ventral noch Anteile des zweiten Abdominalsegmentes zeigt. Im übrigen tritt auch hier (vgl. Textfig. 19 u. 18) metathoracale ventrale Längsmuskulatur auf. Die Strichlinie *gr* gibt die Grenze der Flankenhaut des ersten Abdominalsegmentes entsprechend den weiter nach vorn zu liegenden Schnitten (vgl. Textfig. 22) an. *Ia,pm4* ist aus dem folgenden, *Ia,pm3* aus dem vorhergehenden Schnitte ergänzt. Letzterer ist als besonderer Muskel hervorgehoben, obwohl er ohne Grenze allmählich in den *IIa,pm2* übergeht. Seine besondere Führung wird durch sein Zusammentreffen mit dem als solchen gut erkennbaren *Ia,pm4* gerechtfertigt. Diese Befunde entsprechen nicht denen des Normalzustandes.


IIIt
1
1
2
dK
2
Ia t
D
3
Ia,edvm 1+2
plt
ptr
4
5
IIIvlm
FK
dlm
5
5
pm4
pst
n
ldvm2
pm2 (Ia)
2+3
IIIvlm 2+3
pst
2+3+4
isfa
dvm 2+3+4
Ia plh
pa
IIIst
bm2
cxr
bm2
cx

Textfig. 21.

Hinterer Bezirk des ersten Hinterleibssegmentes im frühen nachembryonalen Zustande des Stadium 1. (90. Schnitt der Serie Nr. 8, vgl. Erläuterungen auf S. 606ff. u. 611.) Ventral und tergal treten bereits Teile des Metasternum bzw. des Metanotum auf. Die Parasternalplatte *pst*, an welcher nunmehr der metasternale laterale ventrale Längsmuskel *IIIvlm4 + 5* ansetzt, ist besonders rechts durch den Ursprungsbereich der medialen Dorsoventralmuskulatur charakterisiert. Ein lateraler Dorsoventralmuskel *ldvm2* ordnet sich dem medialen auch hier zur Seite, vgl. Textfig. 18. Der laterale dorsale Längsmuskel kennzeichnet den pleurotergalen Bezirk *plt* des Tergits. Die paarige Gabelapophyse des Metathorax (vgl. bereits Textfig. 18 u. 19) läßt die mediale ventrale Längsmuskulatur *IIIvlm2 + 3* und *IIIivlm1* entspringen (vgl. Taf. XXVII, Fig. 35 in der Imago). Der rechtsseitige *Ia,pm4* ist aus dem folgenden Schnitt ergänzt. In der mit *x* bezeichneten Region ist das Präparat undeutlich. Sehr eigentümlich gestaltet sich die gestreckte Basis der Hinterbeine *cx*. Während auf dieser und der vorhergehenden Figur die mediale Dorsoventralmuskulatur *edvm* noch keinen Zerfall zeigt, schreitet dieser Prozeß in späteren Zuständen in der auf den beiden folgenden Textfig. 22 u. 23 zur Darstellung gelangten Weise fort.

ersten Abdominalsegment die Zweiteiligkeit infolge Fortbestandes eines Angehörigen der echten medialen Dorsoventralmuskulatur — eben des intersegmentalen *IIIism* bestehen.

Im Übergangszustand.

Diese dorsale Längsmuskulatur weicht von der Imago in den gleichen Einzelheiten ab, welche für das vierte und dritte Segment (3) beschrieben wurden; sie gelten daher auch hier.

Im Normalzustand des Stadium 1

trifft die unter 3 beschriebene Dreiteiligkeit gleichfalls zu, wie Querschnitte zeigen (vgl. Textfig. 22, 26, 27 mit 25).

Nachtrag zu der Imago.

Eine eingehendere makroskopische Nachuntersuchung auch dieses, je nach den Kontraktionszuständen etwas verschiedenen Muskels, zeigt — abgesehen von einer bisweilen auftretenden Zweiteiligkeit der lateralen Gruppe *dlm5* — besonders ein Übergreifen der kräftigen seitlichen Faserpartien seitwärts auf die Intersegmentalhaut zum zweiten Abdominaltergit gegenüber der Ansatzstelle des dorsoventralen Seitenmuskels *IIa ldvm1* (24) (Fig. 35, 36). Diese auch im ersten Stadium bestehende Bezugnahme auf die Intersegmentalhaut entspricht der starken Erweiterung des abdominalen Querschnittes hinter dem ersten Hinterleibssegment. Daraus ergibt sich eine schräg seitlich wirkende Komponente der intersegmentalen longitudinalen Verbindung, die einen gewissen Antagonismus in der vorderen Faserpartie des *IIa ldvm1* (24) findet.

Vergleichende Betrachtung und Deutung.

Läßt sich also im ersten Stadium zunächst eine völlige Übereinstimmung sämtlicher Abdominalsegmente hinsichtlich der dorsalen Längsmuskulatur nachweisen, und hält man an der Bezeichnung der lateralen Längsmuskelgruppe als fünftem Teilmuskel *dlm5* fest, so muß — auf Grund seiner Homologie in den übrigen Abdominalsegmenten dementsprechend die dem imaginalen *Ia dlm2* 1905 als zweitem Teilmuskel der dorsalen Längsmuskulatur gegebene Bezeichnung in *Ia dlm5*, fünfter Teilmuskel umgeändert werden.

Eine ausreichende Begründung, warum die im ersten Abdominalsegmente in der Imago 1905 angewandte Bezeichnungsweise *dlm1* und *dlm2* auf die folgenden Abdominalsegmente und das erste Stadium übertragen wird, warum also die laterale Teilmuskelgruppe als fünfte aufgefaßt wird, beruht auf der morphologisch hohen Einschätzung der Teilmuskeln 1—4 innerhalb der medialen Gruppe, welche im Thorax selbständig weiter entwickelt und kinematisch spezialisiert werden (vgl. S. 740ff., Bd. CI, S. 598).

Ein

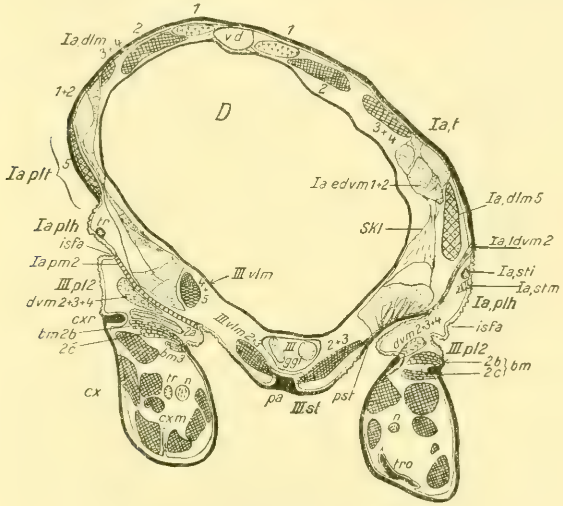
Quermuskel, Transversalmuskel

rm fehlt auch im ersten Stadium.

Die Dorsoventralmuskulatur.

(Mittlere mediale innere echte Dorsoventralmuskeln.)

37, 38) Musculi dorsoventrales primus et secundus embryonales, *Ia edvm1+2*, segmentaler medialer Dorsoventralmuskel (Taf. XXf., Fig. 10—19).


1
2
1
vd
Ia,dlm 4
3
1+2
2
D
3+4
Ia,t
Ia plt
5
Ia edvm1+2
Ia,dlm5
Ia plh
tr
SKl
Ia,ldvm2
isfa
Ia pm2
Ia,sti
III vlm
Ia,stm
III pl2
4+5
Ia,plh
dvm2+3+4
cxr
III vlm2+3
2a
dvm2+3+4
isfa
tm2b
2c
bm3
III
ggl
2+3
III pl2
2b
2c
bm
tr
n
cx
cxm
pa
III st
pst
n
tro

Textfig. 22.

(Der Textfig. 21 entsprechend.) Hinterer bis mittlerer Bezirk des ersten Hinterleibssegmentes im späten nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (102. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. Erklärung auf S. 606ff. u. 611.) Die Figur entspricht der vorigen Fig. 21 und zeigt an diesem, in gleichen Größenverhältnissen dargestellten, in nicht kontrahiertem Zustande befindlichen Objekt, in welcher Weise die mediale Dorsoventralmuskulatur *edvm* zugrunde geht. Man sieht die leeren Sarcolemmaschläuche *skl* in der vom ehemaligen Muskel eingenommenen Lage tergal-sternal ziehen und innerhalb derselben unregelmäßig angeordnete Massen der Muskelsubstanz, welche die Querstreifung verloren haben und z. T. ohne scharfe Grenze gegen die leeren Räume auftreten. Dies Verhalten ist durch die feine Punktierung angedeutet. Man beachte auf beiden Figuren den eigentümlichen Ursprung der *edvm1 + 2* an der Parasternalplatte. Hierzu die photographische Wiedergabe des vorhergehenden 101. Schnittes auf Taf. XXV, Fig. 30, welche eine Andeutung von dem histologischen Charakter dieses Muskelschwundes geben soll.

Er ist in der Imago nicht vorhanden.

Er entspricht völlig den in den übrigen Abdominalsegmenten beschriebenen Muskeln (5, 6; 22, 23), weicht aber im einzelnen von ihnen ab.

Der Muskel entspringt gleichfalls im vorderen Teil des seitlichen Tergits, indem er zwischen der lateralen und medialen Längsmuskulatur einen beträchtlichen Raum einnimmt und bis dicht an die vordere Intersegmentalfalte heran tritt. Sodann geht er mit konvergierendem Faserverlauf abwärts an die Parasternalplatte *pst*, in deren Vorderfläche er unmittelbar vor dem vorderen medialen Dorsoventralmuskel des zweiten Hinterleibssegmentes *IIa edvm1* (22), aber völlig gesondert von ihm, ansetzt.

Im Querschnitt den beiden homologen Muskeln der andern Segmente ähnlich, ist er jedoch bedeutend schwächer als diese. In seinem unteren Teil ist er nur undeutlich, im Bereich seines verbreiterten dorsalen Abschnittes aber wird er deutlich zweiteilig: Er zerfällt also in einen vorderen und hinteren Anteil und erweist sich auch in morphologischem Sinne als Doppelmuskel.

Im Übergangszustande noch erhalten, fällt er danach der unter 5 u. 6 und 23, S. 616, 648ff., für die übrigen Dorsoventralmuskeln beschriebenen Rückbildung anheim.

Die Seitenmuskulatur, Flankenmuskulatur.

In der ventralen Anheftung an der Parasternalplatte zeigen sämtliche, dem ersten Abdominalsegment angehörige Muskeln einen scharf ausgeprägten Gegensatz zu denen des zweiten Abdominalsegmentes, indem sie nicht wie letztere in der mittleren Fläche der Platte entspringen und sodann nach hinten auseinandergehen, sondern indem sie an deren Vorderrande, dicht an der Intersegmentalfalte und zum Teil in dieser selbst nebeneinandergereiht, entspringen, so daß die ventrale Fasermasse aller dieser Muskeln beinahe als eine gemeinsame erscheint, obwohl sich jeder Muskel gesondert hält. Sie treten alsdann nach vorn auseinander.

Dorsoventrale Seitenmuskeln.

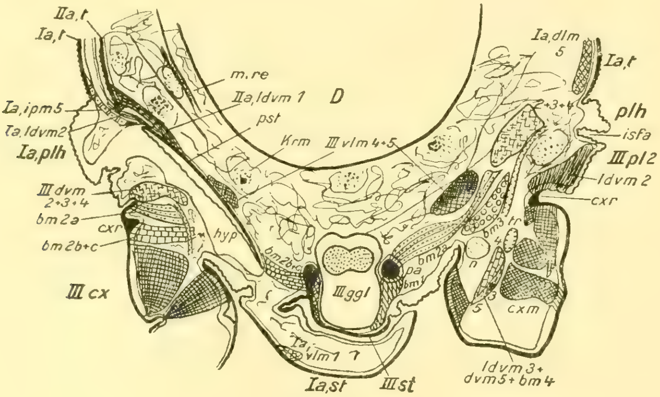
Der als Musculus intersegmentalis (1905, 30) in der Imago beschriebene Muskel entspricht dem M. dorsoventralis lateralis primus des zweiten Abdominalsegmentes *IIa ldvm1*.

Vgl. 24) Ein Musculus dorsoventralis lateralis primus fehlt (siehe aber *Ia pm2*, 40).

39) (1905: 31) Musculus dorsoventralis lateralis secundus, *Ia ldvm2*, hinterer segmentaler lateralseitiger Dorsoventralmuskel (vgl. Taf. XXII, Fig. 15—18).

Da er dem gleichen Muskel der vorhergehenden Segmente völlig entspricht, gilt für ihn die unter Nr. 8 gegebene Beschreibung mit dem Unterschiede, daß er vorn an der Parasternalplatte inseriert. Er ist etwas schwächer als im zweiten Segment.

Dem imaginalen Muskel also entsprechend, jedoch relativ bedeutend stärker entwickelt, erfährt er bis zum Imaginalstadium eine beträchtliche Rückbildung, sowie eine Verschiebung der dorsalen Ansatzstelle nach hinten.



Textfig. 23.

(Zur Textfig. 21 u. 22 gehörig.) Links: Ventraler hinterer Bezirk des ersten Hinterleibssegmentes im Normalzustand des Stadium 1. Rechts: Hinterer epimeraler Bezirk des Metathorax. (117. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. die Erklärung auf S. 606 ff. und 609.) Diese Figur kann links mit den vorigen Textfiguren 21 u. 22 verglichen werden; sie zeigt, daß der Auflösungsvorgang der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* nahezu beendet ist, indem einige als Muskelreste zu deutende Fasern *m.re* und die krümeligen Elemente *Krm* auf die vorher hier vorhandenen Muskelmassen und Oenocyten hinweisen. Hierzu die photographische Wiedergabe des nach vorn zu folgenden 116. Schnittes auf Taf. XXVI, Fig. 31, welche die histologischen Verhältnisse dieses Endstadiums des Auflösungsprozesses, insbesondere die krümeligen Restbestände *Krm*, ferner den Darminhalt, aufgenommene geformte Nahrung, darstellt.

Nachtrag zu der Imago.

Der für die Imago 1905 nicht eingehend genug beschriebene Muskel zeigt dort einen scharf ausgeprägten Zerfall in zwei parallel und völlig gesondert verlaufende Teilbündel, deren vorderes dem vorliegenden Muskel entspricht. Diese Unterscheidung ist erst an Exemplaren mit stark gedehnter Flankenhaut und auf Schnitten augenfällig, so daß die 1905 gegebene, für ein kontrahiertes Tier — wie die Nachuntersuchung bestätigte — zutreffende Beschreibung zwei verschiedene Muskeln zusammenfaßte. Die neue Beschreibung lautet:

Als schmaler, platter, an beiden Enden verbreiterter Muskel entspringt er am Vorderrande des Parasternum vor dessen lateraler Hälfte in der Intersegmentalhaut, lateralseitig entfernt vom Ansatz des in seinem weiteren Verlaufe dicht hinter und unter ihm vorbeigehenden *IIa ldvm1* (24). Er ist daher bedeutend kürzer als dieser.

Unterbrochene tergalpleurale und sternalpleurale Seitenmuskeln.

40) (1905: 32 partim) Musculus lateralis secundus, *Ia pm2*, segmentaler vorderer langer sternalpleuraler Flankenmuskel (1905: *Ia stmα*) (vgl. Taf. XXII, Fig. 17*b*—19).

Dieser im Vergleich zum Stigmenmuskel *stm* relativ ziemlich kräftige, breite, sehr platte, in gestrecktem Zustande parallelfaserige Muskel entspringt medianwärts dicht neben dem dorsoventralen Seitenmuskel *Ia ldvm2* (39) in der lateralen Hälfte des parasternalen Vorderrandes. Er verläuft an die zwischen dem Metathorax und erstem Abdominalsegment befindliche Intersegmentalfalte und setzt dort in langer, unterhalb des Stigma beginnender und etwa auf der Höhe des Stigma endender Ansatzlinie entfernt von diesem an. Er ähnelt in der Form durchaus dem *ldvm1* der übrigen Abdominalsegmente, denen er an Stärke nur wenig nachsteht.

Im Verlauf der nachembryonalen Metamorphose wird er etwas schwächer, bleibt aber der kräftigste Muskel des Segmentes; zugleich wird die Entfernung vom Stigma geringer, so daß er in der Imago näher vor dem Stigma ansetzt als im ersten Stadium.

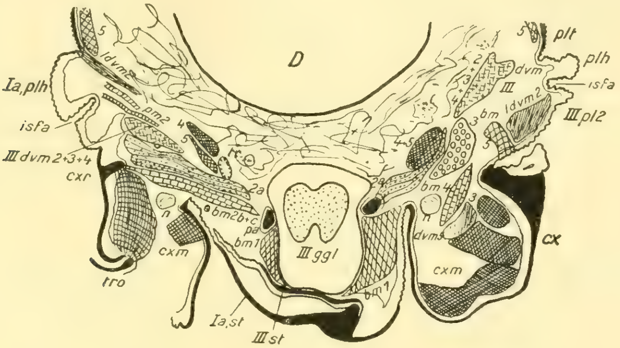
Nachtrag zu der Imago.

Die soeben für das Stadium 1 gegebene Beschreibung paßt im allgemeinen auch auf das Imaginalstadium. Er entspricht in seiner Form und in den Ansatzverhältnissen völlig dem *IIa pm2* (26) des zweiten Hinterleibsegmentes, indem bei schräger, entfernt von dem Stigma befindlicher Ansatzlinie die kürzeren Fasern unterhalb des Stigmas beginnen, die allmählich immer mehr verlängerten Fasern aber bis auf die Höhe desselben in der Flankenhaut hinaufreichen, wenn auch nicht ganz so hoch als jene des *IIa pm2*. Er setzt also nicht am Stigma selbst an, wenn auch sehr nahe vor ihm. Indem er gleichfalls in die vor dem Parasternum befindliche Falte übergreift, entspringt er zusammen mit dem folgenden Muskel, aber mit getrennter Fasermasse.

Durch die eingehendere, die Lupenuntersuchung von 1905 ergänzende mikroskopische Untersuchung an gefärbten Totalpräparaten, sowie in Schnittserien der Imago ist daher die 1905 für den Teilmuskel *Ia stmα* gegebene Beschreibung zu ändern und zu ergänzen.

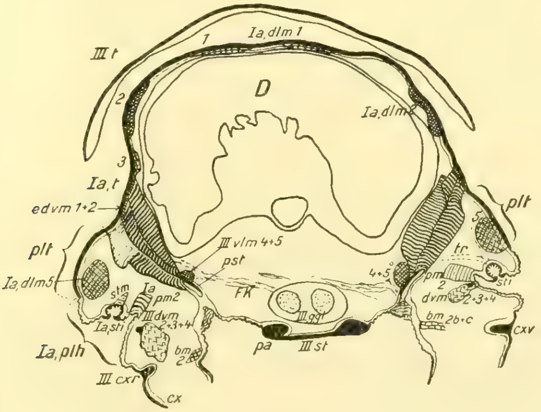
Vergleichende Betrachtung und Deutung.

Dieser Muskel wurde als vorderer Teilmuskel des Stigmenmuskels aufgefaßt, da er in den 1905 untersuchten kontrahierten Zuständen


D
5
ldvm
Ia,plh
isfa
pm2
4
5
III dvm 2+3+4
cxr
tr
2a
n
bm2b+c
pa
bm1
cxm
tro
Ia,st
III st
III ggl
bm1
5
plt
plh
2
dvm
3
III
isfa
4
ldvm 2
III pl2
3
bm
3
4-5
2a
bm 4
n
3
dvms
cx
cxm

Textfig. 24.

(Vgl. Textfig. 21.) Links: Ventrale Hälfte des ersten Hinterleibssegmentes im Normalzustande des Stadium 1. Rechts: Hinterer epimeraler Bezirk des Metathorax. (114. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. Erklärung S. 606ff. u. 609.) Auf beiden Seiten ist nunmehr der Anschluß der Hinterhüften und des ventralen Metathorax an die untere vordere Grenze des ersten Abdominalsegmentes erfolgt; man sieht die sternale Beinmuskulatur entwickelt, vgl. besonders rechts mit den Textfig. 29 rechts und 28, S. 713 u. 711.


Ia,dlm 1
1
III t
D
2
Ia,dlm
3
Ia,t
edvm 1+2
plt
Ia,dlm5
stm
Ia
pm2
III dvm
2+3+4
Ia,sti
Ia,plh
bm
2
III cxr
cx
III vlm 4+5
pst
FK
III ggl
pa
III st
plt
5
tr
4+5
pm
2
sti
dvm
2+3+4
bm 2b+c
cxv

Textfig. 25.

Vorderer Bezirk des ersten Hinterleibssegmentes im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium I. (88. Schnitt der Serie Nr. 8, vgl. Erklärung auf S. 606ff. und 611.) Der Querschnitt erscheint infolge seines Anschlusses an den Thorax bereits größer als die übrigen abdominalen Querschnitte dieser Serie. Während die vorderste Partie des medialen Dorsoventralmuskels *Ia,edvm1* getroffen ist, fehlt ein entsprechender, am lateralen Rande des pleurotergalen Tergits *plt* ansetzender lateraler dorsoventraler Muskel. Das erste abdominale Stigma mit seiner Muskulatur ist getroffen, die zuführende Trachee rechts ist durch Kombination mit einem benachbarten Schnitte ergänzt.

(wie die Nachuntersuchung zeigt) von diesem kaum zu trennen ist. Seine im Stadium 1 jedoch augenfälligere Entfernung vor dem Stigma und die kräftigere Ausbildung kennzeichnen ihn als selbständigen Muskel und lassen nur die in der Beschreibung gegebene Auffassung als langer sternalpleuraler Flankenmuskel zu. Ob in ihm auch Anteile eines vorderen dorsoventralen Flankenmuskels *ldvm1*, der trotz der im ersten Stadium noch bestehenden Selbständigkeit des ersten Hinterleibssegmentes sehr auffallender Weise fehlt und welcher sonst, wie der *IIa ldvm1* zeigte, ja gleichfalls auf die Intersegmentalfalte Bezug nimmt (vgl. S. 666), enthalten sind, ist sehr unwahrscheinlich und in Anbetracht des auch im Stadium 1 vom Tergit schon sehr entfernten Ansatzes in keiner Weise annehmbar.

Die Erwägung, ob er auch Anteile des *pm1* enthält, scheint mir an sich sehr belanglos und eine Untersuchung darüber zudem aussichtslos; sie gewinnt aber an Interesse durch eine bei der Beschreibung des Metathorax mitgeteilte Unregelmäßigkeit im Auftreten von Muskulatur, vgl. den *IIIipm5* (72, S. 732).

41) (1905: 31) Musculus lateralis quintus intersegmentalis, *Ia ipm5*, intersegmentaler hinterer langer tergalpleuraler Flankenmuskel (vgl. Taf. XXII, Fig. 16—19).

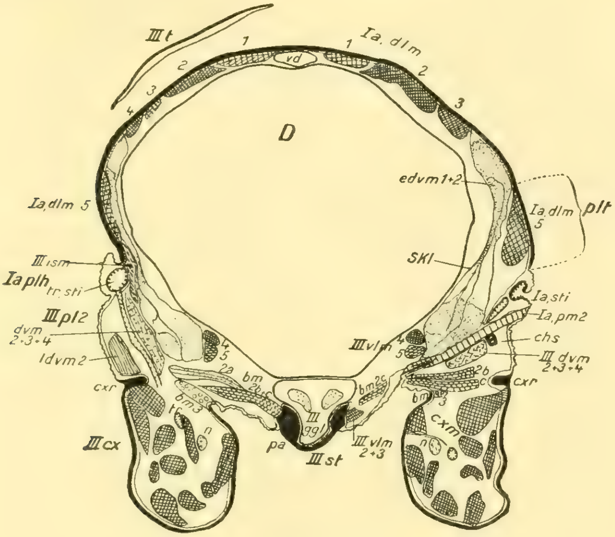
Dieser bei seinem Ursprung am hinteren tergalen Seitenrande dicht am Hinterwinkel breite und platte Muskel verläuft mit stark konvergierenden Fasern an die Parasternalplatte, wo er mit dem Seitenmuskel *Ia ldvm2* (39) an deren lateralen Vorderrande zusammentrifft. Er ist im Vergleich mit der Imago kräftiger entwickelt.

Nachtrag zu der Imago.

Vom dorsoventralen Flankenmuskel *Ia ldvm2* (39, 1905: 31) scharf gesondert, entspringt er dicht hinter ihm an der hintersten Seitenkante des Tergits, verläuft parallel hinter ihm an den seitlichen Vorderrand des Parasternum, an dessen lateralem Ende er dicht außenseitlich neben *Ia ldvm2* ansetzt. Die im Vergleich zu dem *Ia ldvm2* noch kürzeren Fasern dieses schmalen und platten Muskels divergieren beiderseits derart, daß am dorsalen Ende eine selbständiger werdende hintere Fasergruppe auf die Intersegmentalfalte und auf die in ihr befindliche tergale Zwischenspange *Ia,tp* (1905, S. 311 und Fig. 7, S. 305) Bezug nimmt, ohne daß sich die Ansatzstelle sehr bestimmt angeben ließe.

Vergleichende Betrachtung und Deutung.

Dieser Muskel wurde in der Imago nicht beschrieben, da er an den untersuchten Exemplaren, die sich im Kontraktionszustande befanden vom Seitenmuskel *Ia ldvm2* (39) nicht wesentlich gesondert angetroffen wurde. Schnittserien und die Nachuntersuchung an Exemplaren mit gestreckter Flankenhaut, hauptsächlich aber die Befunde im ersten Stadium rechtfertigen seine Auffassung als besonderer, dem *ipm5* der übrigen Segmente entsprechender, unterbrochener intersegmentaler Flankenmuskel.



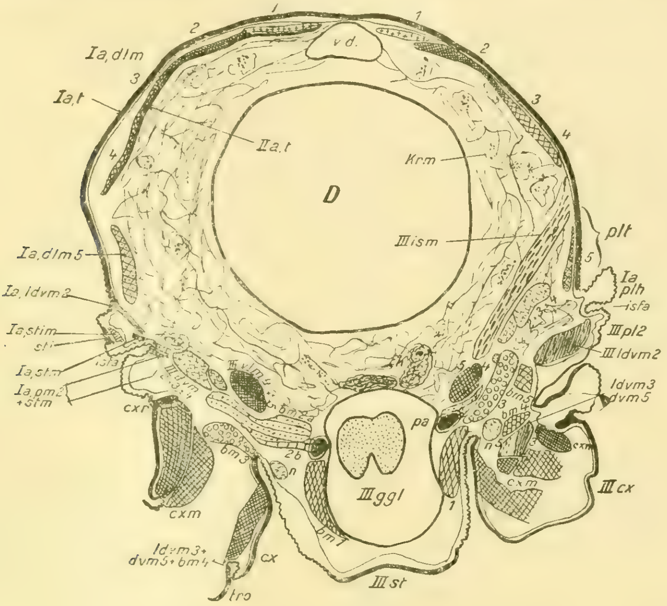
Textfig. 26.

(Zur Textfig. 25 gehörig.) **Vorderer Bezirk des ersten Hinterleibssegmentes im späten nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1.** (100. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. S. 606ff. u. 611.) Dieser Querschnitt zeigt — bei gleichen Größenverhältnissen in der Darstellung — eine Vergrößerung des abdominalen Körperumfanges, gegenüber dem des frühen Übergangszustandes, vgl. die Abbildungen aus der Serie Nr. 8. Diese Vergrößerung beruht zunächst darauf, daß die einzelnen Teile, insbesondere das pleurotergale Tergit *plt* und die Flankenhaut *plh* ihre normale Ausgestaltung und Lagerung bekommen haben. Der Schwund der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* ist gegenüber der vorigen Figur 25 in der für Textfig. 22 geschilderten Weise vorgeschritten. Der Schnitt entspricht in seiner Lage durchaus dem der vorigen Abbildung. Die Parasternalplatte ist rechts am äußersten Vorderrande getroffen. Die nicht näher untersuchten, wahrscheinlich chordotonalen Stränge *chs* treten auf. Links tritt neben dem *edvm* der metathoracale intersegmentale Dorsoventralmuskel *III ism*(52) auf, welcher, vgl. die Imago Taf. XXVII, Fig. 35, 37, tergal die vorderste Grenze des abdominalen Raumes angibt. Der sternal-pleurale *Ia,pm2*(40) ist vom vorigen Schnitt her ergänzt.

Die Gründe, ihn nicht für eine dem *Ia ldvm2* als Doppelmuskel zuzurechnende Teilfasergruppe desselben zu halten, sind folgende: Das doppelte Auftreten eines hinteren dorsoventralen Seitenmuskels *ldvm2* ist durch kinematische Beziehungen nicht zu deuten; denn die auf die Intersegmentalhaut bezügliche Faser ist ja selbst wieder eine Teilfaser des hinteren Muskels und als solche verständlich. Die Notwendigkeit eines sekundären Zerfalles, der sich im Verlaufe der nachembryonalen Metamorphose durch dauernde mechanische Beanspruchung doch noch verstärken müßte, ist für den dorsoventralen Seitenmuskel *ldvm2* nicht ersichtlich. Im Gegenteil zeigt die schärfere räumliche Sonderung dieses zugleich viel kräftigeren Muskels im Stadium 1 ein primäres Verhalten an, welches auch von vornherein für das erste Stadium zu erwarten ist. Es stellt sich derart dar, daß nach dem Zustande der Trennung beider Muskeln im ersten Stadium im Imaginalstadium eine gewisse Rückbildung eingetreten ist zu einem kinematisch einheitlichen Verhalten. Eine Begründung des zweifachen Auftretens dieser Flankenmuskeln ist also vielmehr morphologischer Natur; denn es entspricht der Befund im tergalen Bezirk des ersten Stadiums durchaus den in den andern Abdominalsegmenten vorliegenden Verhältnissen (vgl. Fig. 16f. mit 18 u. 19f.), indem dort auch im zweiten Abdominalsegment trotz der beschriebenen Abweichungen in der Flankenhaut, zugleich mit dem unverändert gebliebenen Verhalten der tergalen Skeletteile, ein normales Verhalten der Muskelansätze besteht. In dieser Gleichmäßigkeit der tergalen Bezirke in allen Abdominalsegmenten liegt das Zwingende der Beweisführung.

Jedoch entsteht eine Schwierigkeit: Der tief hinabreichende *ipm5* traf bisher in einem Chitinplättchen der Flankenhaut mit einem kurzen sternalpleuralen Flankenmuskel *pm1* zusammen. Dies ist hier nicht der Fall: Es ist nun entweder der fehlende Flankenmuskel *IIa pm1* in dem *IIa pm2* enthalten und unsre Annahme stößt auf große Schwierigkeiten, oder der *IIa pm1* ist überhaupt nicht vorhanden.

Die letztere Annahme, scheint mir, muß vorgezogen werden: Denn der Flankenmuskel *IIa pm2* im zweiten Abdominalsegment entspricht, wie wir sahen (26), völlig dem typischen Verhalten als langer sternalpleuraler im Unterschied von einem kurzen Flankenmuskel, wie es der *pm1* ist. Anzunehmen nun, daß letzterer im *pm2* enthalten sei, würde ebenso gezwungen sein, wie seinen Fortfall ohne besondere Gründe und Beziehungen zu behaupten. Solche Beziehungen aber liegen außer den bereits genannten noch vor in der Unmöglichkeit einer präzisen Auslegung der zwischen sternalen und pleuralen Bezirk vermittelnden Parasternalplatte als ein morphologisch einheitliches, sternales Gebilde. Enthält sie auch vorwiegend Elemente der sternalen Region, ohne daß sie deswegen als sternales »Schnürstück« aufgefaßt werden darf (vgl. die 1905, S. 453, besonders Anm. 14 u. a. entwickelten allgemeinen Auffassungen über Skeletgebilde überhaupt), so ist es nicht abzuweisen, daß sie in ihrem lateralseitigen ohne scharfe Grenze allmählich in die Flankenhaut überführenden und hoch hinauf reichenden Bereich pleurale Anteile enthält bzw. unterdrückt hat in einem Bezirk, in welchem der *IIa pm1* verlief. Aus dieser vermittelnden Bedeutung des parasternalen Bezirks heraus ist es an-


1
1
2
2
vd.
Ia,dlm
3
3
Ia,t
IIa.t
Krm
4
4
D
IIIism
plt
5
Ia,dlm5
Ia
plh
isfa
Ia,ldvm2
Ia,stim
sti
isfa
Ia,stm
Ia,pm2
+stm
IIIpl2
IIIldvm2
IIIdvm
IIIvlm4
ldvm3
dvm5
cxr
bm2a
pa
bm5
bm4
bm3
2b
n
n
cxm
cxm
cxm
IIIcx
IIIggl
1
bm1
ldvm3+
dvm5+bm4
cx
IIIst
tro

Textfig. 27.

(Entspricht der Textfig. 25 u. 26.) Links: Vorderer Bezirk des ersten Hinterleibssegmentes im Normalzustande des Stadium 1. Rechts: Sternal der Metathorax, tergal das erste Abdominalsegment. (112. Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. die Erläuterungen auf S. 606ff. u. 609.) Dieser Querschnitt ist in den gleichen Größenverhältnissen wiedergegeben, wie die beiden vorigen. Gegenüber dem vorhergehenden (Textfig. 26) zeigt er eine durch Wachstum erfolgte Zunahme der Körpergröße (infolge Nahrungsaufnahme, vgl. den Darminhalt — in Fig. 31 zur Textfig. 23 — des Normalzustandes mit dem nur Dotterreste enthaltenden leeren Darme des Übergangszustandes — vergl. photographische Darstellungen auf Taf. XXV, Fig. 30, zur Textfig. 22, und die Fig. 26, 28, 29.) Der Schnitt stellt wie die Textfig. 23 das Endergebnis des Auflösungsvorganges der abdominalen medialen Dorsoventralmuskulatur und die typischen krümeligen Restmassen *Krm* dar. Die Schnittlage links entspricht durchaus derjenigen der beiden vorhergehenden Schnitte durch das vordere Abdomen des Übergangszustandes. Rechts tritt der aus den beiden vorhergehenden Schnitten (111 u. 110) ergänzte metathoracale intersegmentale Dorsoventralmuskel auf.

nehmbar, daß unter Rückbildung des funktionell bedeutungslos gewordenen *pm1* der *Ia ipm5* an der weit heraufreichenden Chitinverstärkung der weichen Flankenhaut, eben der Parasternalplatte, seinen ventralen Ansatz fand und durch ähnliche mechanische Aufgaben, wie sie der lange Seitenmuskel *Ia ldvm2* besitzt, auch durch nachembryonale Änderung seiner Form dem letzteren ähnlicher wurde.

Diese bis zur Möglichkeit einer irrtümlichen gemeinsamen Auffassung der beiden Muskeln sich entwickelnde Annäherung des *ipm5* an ein dem *ldvm2* gleiches Verhalten erscheint nunmehr als eine sekundäre.

Es entspricht auch dieser Auffassung, daß gegenüber dem mehr median gelegenen Ansatzbereich der gesamten Flankenmuskulatur des zweiten Hinterleibssegmentes in der Flankenmuskulatur des ersten Abdominalsegmentes eine räumliche Entfernung der mehr vorn und lateral gelegenen Ansatzstellen dieser Muskeln von jenem zum Ausdruck kommt, womit der Fortfall des *pm1* übereinstimmt.

Gegengründe von der Art, es möchte im Stadium 1 eine durch die in diesem Stadium besonders wichtige intersegmentale Funktion mechanisch begründete Zerlegung des dorsoventralen Flankenmuskels *ldvm2* in zwei kräftige Teilmuskeln (eben den *ldvm2* und den *ipm5*, letzterer als *ldvm*) vorliegen, die allmählich den mechanischen Aufgaben entsprechend zur Rückbildung gelangt, scheinen mir demgegenüber nicht genügend beweiskräftig. Denn es wird dadurch doch die Zweiteilung keineswegs im einzelnen begründet, weder durch eine morphologische noch durch eine klare kinematische Beziehung.

Wenn demnach die Auffassung des Muskels als unterbrochener Flankenmuskel *ipm5* mehr berechtigt erscheint, so sind die Hauptgründe dafür das primäre, dem *ipm5* der übrigen Segmente gleichende, tergale Verhalten im ersten Stadium und die Unmöglichkeit, die Parasternalplatte als ein ausschließlich sternales Gebilde aufzufassen.

Die hier an einem weniger wichtigen Muskel gegebene Art der indirekten Beweisführung sei ganz verallgemeinert als Beispiel angeführt, um zu zeigen, wie bei Beurteilung morphologischer Fragen und bei der Aufstellung von Homologien im Skelet und in der Muskulatur verfahren werden muß. Ist auch ein exakter Nachweis günstigen Falles erst entwicklungsgeschichtlich durch direkte Beobachtung möglich, so sei — sollte es in meinen früheren Arbeiten noch nicht genügend zum Ausdruck gekommen sein — noch einmal darauf hingewiesen, daß sich derartige, durch Abwägung kinematischer und morphologischer Gesichtspunkte gegeneinander erfolgende Erwägungen angesichts der neuen Tatsachen in der vorliegenden Untersuchung bewährt haben; wie sie auch als indirekte Beweisführung auf die bei der Untersuchung der Imago entstandenen morphologischen Fragen verwertet wurden. Es wird später gezeigt werden, wie sich dieser Grundsatz in andern und wichtigeren Fällen bewährt.

42) (1905: 32 partim) Musculus lateralis stigmaticus, *Ia stm*, segmentaler langer sternalpleuraler Flankenmuskel, Seitenmuskel des Stigma (vgl. Taf. XXII, Fig. 17*b*, 18; 1905, *stmβ*).

Er entspricht dem Befunde in der Imago.

Da nach Fortfall des vorderen, als *pm2* (40) gedeuteten Teiles der Muskel sich auch auf Schnitten in der Imago als einheitlich erweist, muß die 1905 gegebene Doppelbezeichnung fortfallen.

Nachtrag zu der Imago.

Der dünne, ziemlich parallelfaserige Muskel entspricht dem gleichen Muskel der übrigen Abdominalsegmente. Verbreitert und platt entspringt er gemeinsam mit den übrigen aber selbständig medianwärts dicht neben dem *IIa,pm2* (40) und verläuft hinter ihm kreuzend nach vorn an den Unterrand des schräg übergeneigten großen Stigma, wo er ebenso an einer vorspringenden Leiste (vgl. die Beschreibung unter 15) am Unterrande des vorderen Peritrema ansetzt (vgl. Fig. 35) mit gleicher Funktion als Stigmenöffner.

Stigmenmuskel.

43) Musculus stigmaticus constrictor peritrematis, *Ia stim*, echter Stigmenmuskel als Stigmenschließer.

Er gleicht dem in der Imago vorhandenen Muskel (vgl. Taf. XXVII, Fig. 35).

Da er in der Imago nicht beschrieben wurde, so sei auf die Beschreibung des Muskels im dritten und vierten Abdominalsegment (16) verwiesen, da sie auch für ihn gilt mit den sich aus der größeren Form des Stigma und dessen schräg vornübergeneigter Lage ergebenden Abweichungen.

44) (1905: 33) Musculus protractor testis, *gm*, Muskel der Keimdrüse. Der Muskel wurde nicht beobachtet.

Nachtrag zum ersten Abdominalsegment.

Gegenüber der soeben an den Schnittserien des Übergangs- bzw. des Normalzustandes des Stadium 1, Nr. 9 bzw. Nr. 5, in der hinteren Flankenhaut des ersten Abdominalsegmentes *Ia* beobachteten Muskelverteilung zeigt die Schnittserie des frühen Übergangszustandes Nr. 8 ein abweichendes Verhalten. Stimmte im ersten Falle die Muskelverteilung mit der imaginalen völlig überein (vgl. Taf. XXVII f., Schema I u. II, V u. VI, ferner Bd. CI, Fig. 41, 42, 46), so bedeuten die Befunde an der Serie Nr. 8 ein primitiveres, der Muskelverteilung in den übrigen Abdominalsegmenten nahekommendes Verhalten.

Es handelt sich hierbei um den tergalpleuralen Flankenmuskel *ipm5* (41), welcher in der Imago und in den Serien Nr. 9 und Nr. 5 in der beschriebenen Weise am Parasternum ansetzt. In der Schnittserie Nr. 8 hingegen reicht dieser Muskel nicht an die parasternale Platte, sondern begegnet in der Flankenhaut sternalpleuralen, von dem Parasternum herkommenden Muskeln; ferner zeigt er eine gewisse Zweiteiligkeit, die eine Unterscheidung eines dem *pm4* entsprechenden Anteiles von dem eigentlichen *ipm5* gestattet.

Demnach begegnet ein *Ia pm4* in der Flankenhaut einem *Ia pm3* [vgl. *IIIa pm3* (11)] und der *Ia ipm5* endet nicht an der Parasternalplatte, sondern verläuft nach hinten in der Richtung auf den *IIa pm2* (26) zu. Zwischen dem *Ia pm3* und dem ihm nahestehenden *IIa pm2* ist keine scharfe Grenze vorhanden, indem einige Fasern allmählich in den andern Muskel überleiten, während die Trennung zwischen dem *Ia pm4* und *ipm5* deutlich ausgeprägt ist (vgl. Textfig. 21 u. S. 808).

Mit diesem Befunde an einem sehr frühen Übergangszustande des ersten Stadiums vermehrt sich also die Zahl der abdominalen Muskeln um zwei.

Weitere Untersuchungen müßten erweisen, ob man es bei diesem abweichenden Befunde mit einem anormalen Zustande zu tun hat, oder ob hierin ein regelmäßiges Verhalten der abdominalen Muskulatur in sehr frühen Übergangszuständen zu sehen ist, welches den beschriebenen Zuständen später Übergangszustände und der Imago als ein regelmäßiger Vorläufer vorangeht. Es wäre ja möglich, daß das erste Abdominalsegment zunächst eine typische Anlage der Muskeln zeigt, welche sehr bald einer der imaginalen ähnlichen veränderten Platz macht. Ich möchte das erstere befürworten. In diesem Falle verrät also die Ausnahmegestaltung, daß auch im ersten Abdominalsegment die allgemeine morphologische Grundlage einer typisch primären Muskelverteilung der Anlage nach vorhanden ist, indem dieselbe unter bestimmten Bedingungen zur Ausbildung kommen kann; während sie im allgemeinen latent bleibt und der sekundären Umgestaltung Platz macht. Dieser Fall des abnormalen Auftretens von Muskeln, welches auf primitivere Zustände hindeutet, steht nicht vereinzelt da, vgl. den *IIIipm5* (72) und S. 732.

b. Topographisch-quantitative statistische Übersicht über die für das erste Stadium im Abdomen beschriebenen Abweichungen gegenüber der Imago.

(Vgl. 1905, S. 374.)

Im ersten Stadium wurden demnach 44 Muskeln gezählt, oder — wie es richtiger ist, bei getrennter Zählung der lateralen dorsalen Längsmuskeln *IIIa* und *IIa dlm5* — 46 Muskeln, oder, wenn man das primäre Verhalten des Übergangszustandes der Nr. 8 (vgl. S. 687) mitrechnet, 48, welche sich auf die drei vorderen Abdominalsegmente verteilen. Von diesen 46 Muskeln gehören 17 (bzw. 18) dem dritten, 17 dem zweiten Abdominalsegmente an, einer davon ist diesen beiden Segmenten gemeinsam; 11 bzw. 13 Muskeln verbleiben dem ersten Abdominalsegmente.

Das sind 13 Muskeln mehr, als 1905 für die Imago zur Darstellung kamen.

Von diesen 13 Muskeln sind sechs Muskeln, die medialen Dorsoventralmuskeln *edvm1* und *2*, in der Imago nicht vorhanden, also völlig neu und charakteristisch für das erste Stadium.

Vier Muskeln, welche sich auch in der Imago nachweisen lassen, wurden auf Grund der Befunde am Stadium 1 nachträglich neu aufgefunden: Die drei echten Stigmenmuskeln *stim* und der vordere laterale Dorsoventralmuskel *IVa* bzw. *IIIa ldvm1*; ferner die beiden Muskeln des Übergangszustandes Nr. 8, vgl. S. 687.

Vier Muskeln kommen dadurch hinzu, daß sie nach dem Befunde an der Imago 1905 mit andern Muskeln einheitlich zusammen gefaßt wurden, nunmehr aber getrennt aufgeführt werden müssen, da sich für sie eine neue Deutung ergab. Dies betrifft den vorderen Flankenmuskel *Ia pm2* (40), welcher in der Imago als *Ia stmα* (1905, 32) beschrieben wurde und jetzt in einen *Ia pm2* und in einen *Ia stm* zerfällt, den tergalpleuralen Flankenmuskel *Ia ipm5* (41), welcher in der Imago vom Dorsoventralmuskel *Ia dvm*, jetzt: *ldvm2* (1905, 31,) nicht getrennt gehalten wurde, ferner im dritten und zweiten Segmente, die nicht als morphologisch selbständig erkannte laterale dorsale Längsmuskulatur *dlm5*.

Dem gegenüber wurde der unterbrochene Flankenmuskel *IIa pm1* (1905: 19) zurückgezogen, da er als nicht vorhanden gelten muß (S. 670). Eine morphologische Umdeutung erfuhr der als intersegmentaler Dorsoventralmuskel *Ia ism* (1905: 30) beschriebene dorsoventrale Seitenmuskel *IIa ldvm1* (24); er wurde daher mit der neuen Bezeichnung versehen.

Einige Muskeln wurden ohne Umdeutung schärfer charakterisiert und erhielten daher eine ergänzende Änderung in der Benennung. So heißt die 1905 mit *dvm* bezeichnete laterale Dorsoventralmuskulatur jetzt genauer *ldvm* und so heißt es z. B. *Ia ldvm2* statt *Ia dvm*, ferner *Ia stm* statt *Ia stmβ*, die mediale Dorsoventralmuskulatur wurde als *edvm* bezeichnet, zum Unterschiede von der Dorsoventralmuskulatur *dvm* im Thorax, wobei das *e* bezeichnen soll, daß diese

Tabelle I. Die Homologien in der Muskulatur des Abdomen von *Gryllus domesticus* im Übergangszustande des 1. Stadiums.

(Vgl. mit der Tabelle I der Imago 1905, S. 375.)

Erläuterung: Wo keine Homologien statthaft sind bedeutet ein ! Analogie usw. Vgl. die Erläuterung zur Tabelle II.

				4. Segment	3. Segment	2. Segment	1. Segment
Ventrale Längsmuskeln	mediane			(1) *IVa vlm 1*	(1) *IIIa vlm 1*	(17) *IIa vlm 1*	(33) *Ia vlm 1*
	laterale doppelt intersegmentale			(2) *IVa vlm 2* —	(2) *IIIa vlm 2* (19) *IIa vlm 3*	(18) *IIa vlm 2*	(34) *Ia vlm 2* —
Dorsale Längsmuskeln	mediale			(3) *IVa dlm 1—4*	(3) *IIIa dlm 1—4*	(20) *IIa dlm 1—4*	(35) *Ia dlm 1—4*
	laterale, des tergalen Seitenbezirks			(3) *IVa dlm 5*	(3) *IIIa dlm 5*	(20) *IIa dlm 5*	(36) *Ia dlm 5* (1905 : [29] *dlm 2*)
Transversal-Quer-Muskel				(4) *IVa rm*	(4) *IIIa rm*	(21) *IIa rm*	—
Mediale Dorsoventral-Muskeln	vordere Gruppe			(5) ***IVa edvm 1***	(5) ***IIIa edvm 1***	(22) ***IIa edvm 1***	(37,38) ***Ia edvm 1+2***
	hintere Gruppe			(6) ***IVa edvm 2***	(6) ***IIIa edvm 2***	(23) ***IIa edvm 2***	
Seitenmuskeln, Flankenmuskeln	dorsoventrale	vordere Gruppe		(7) *IVa ldvm 1*	(7) *IIIa ldvm 1*	(24) *IIa ldvm 1* (1905 : [30] *Ia ism*)	—
	Laterale Dorsoventral-Muskeln	hintere Gruppe		(8) *IVa ldvm 2* (1905 : *dvm* [5])	(8) *IIIa ldvm 2* (1905 : [5] *dvm*)	(25) *IIa ldvm 2* (1905 : [18] *dvm*)	(39) *Ia ldvm 2* (1905 : [31] *dvm*)
	Unterbrochene	sternalpleurale	vordere	(9) *IVa pm 1* (10) *IVa pm 2*	(9) *IIIa pm 1* (10) *IIIa pm 2*	— (26) *IIa pm 2* (1905: [19,20] *pm1+2*)	(40) *Ia pm 2* (1905 : [32] *stm α*)
			mittlere	(14) *IVa pstm 6* (15) ?	(14) *IIIa pstm 6* (15) *IIIa stm*	(30) *IIa pstm 6* (31) *IIa stm α + β*	— (42) *Ia stm* (1905 : [32] *stm β*)
			hintere	(11) *IVa pm 3*	(11) *IIIa pm 3*	(27) *IIa pm 3*	—
		tergalpleurale, hintere		(12) *IVa pm 4* (13) *IVa ipm 5*	(12) *IIIa pm 4* (13) *IIIa ipm 5*	(28) *IIa pm 4* (29) *IIa ipm 5*	— (41) *Ia ipm 5*
echter Stigmenmuskel (intrapleural)				(16) *IVa stim*	(16) *IIIa stim*	(32) *IIa stim*	(43) *Ia stim*
Muskel der Keimdrüse				—	—	—	(44) *Ia* ?

Muskulatur allein im Embryonalstadium und Übergangszustande des ersten Stadiums vorkommt.

Hinsichtlich der Stärkeverhältnisse bestehen zwischen der Imago und dem Stadium 1 folgende Unterschiede:

Die 8 (7) mächtig entwickelten Dorsoventralmuskeln des ersten bis vierten Segmentes — 16 bzw. 15 der acht vorderen Abdominalsegmente — sind in der Imago nicht vorhanden.

Ein Muskel, welcher im Verlauf der nachembryonalen Metamorphose neu entsteht, kommt nicht vor.

Kräftiger im ersten Stadium gegenüber der Imago sind folgende Muskeln ausgebildet: die sieben beschriebenen lateralen Dorsoventralmuskeln *ldvm1* u. *2* (7, 8, 24, 25, 39) der tergalpleurale Flankenmuskel *Ia ipm5* (41), die sternalpleuralen Seitenmuskeln *Ia pm2* (40), *IIIa* bzw. *IVa stm, pstm 6* und *pm 3* (14, 15, 30, 31, 11, 27).

Im Stadium 1 sind dagegen folgende Muskeln schwächer entwickelt als in der Imago: die medialen ventralen Längsmuskeln *vlm1* (1, 17, 33), die tergalpleuralen *pm4* und *ipm5* (12, 13, 28, 29,) die sternalpleuralen Flankenmuskeln *IIIa* und *IVa pm1* und *pm2* (9, 10) und *IIa pm2* (26).

Andre Unterschiede der beiden Stadien betreffen die Lageunterschiede: Es treten Verschiebungen auf in den Ansätzen, besonders der dorsalen Längsmuskulatur *dlm*, vielleicht in den tergalen Ansatzstellen der lateralen Dorsoventralmuskeln.

Ein primitiveres Verhalten zeigen die Befunde an dem Übergangszustande der Serie Nr. 8, während hinsichtlich der Bildung von Teilfasern die dorsale Längsmuskulatur im Übergangszustande des Stadium 1 ein reicher differenziertes und primäres Verhalten zeigt. Das Vorhandensein der medialen Dorsoventralmuskulatur kennzeichnet gleichfalls den primären Charakter des Stadium 1.

Hinsichtlich der Bildung von Teilfasern sind keine besonderen Unterschiede zu verzeichnen. Über ein etwaiges Vorhandensein der im Thorax beschriebenen *srm8* = Muskulatur (vgl. S. 736) wurden keine besonderen Untersuchungen angestellt.

Es sei nunmehr das derartig Beschriebene und Zusammengestellte zu einem einheitlichen Bilde zusammengefaßt und mit der Imago verglichen. Da die 1905 für die Imago erhaltenen Ergebnisse bei segmentweisem Vergleich nunmehr als gegeben vorausgesetzt werden können, ist es von größerem Interesse nunmehr nach den einzelnen Muskelkategorien vorzugehen.

c. Morphologische Betrachtung der Abdominalsegmente auf Grund der Muskulatur des ersten Stadiums im Vergleich mit der Imago.

(Vgl. 1905, S. 375.)

Die ventrale Längsmuskulatur.

Hinsichtlich der Zahl der in einer medianseitigen und lateralseitigen Partie angeordneten Muskeln und hinsichtlich der besonderen, mit dem Auftreten der Parasternalplatte zusammenhängenden »Störungen« besteht zwischen dem ersten Stadium und der Imago kein Unterschied; die gleiche im Skelet vorliegende Ausbildung in beiden Stadien geht zusammen mit einer gleichen Ausbildung der Muskulatur.

Geringe Unterschiede bestehen

in der anscheinend schwächeren Ausbildung der medianseitigen ventralen Längsmuskeln *vlm1* im ersten Stadium,

in Verschiebungen der beiderseitigen Ansatzstellen in der Imago, welche gegenüber dem ersten Stadium vorliegen, veranlaßt durch das Auftreten und das baldige Verschwinden der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* schon im ersten Stadium und durch die infolgedessen veränderten, anders gerichteten mechanischen Leistungen der Muskeln, woraus die Annahme einer Art von Wanderung der Muskelfasern an eine andre Stelle gefolgert werden muß,

in dem Verhältnis der lateralen Längsmuskeln zum ventralen Längsmuskel des Metathorax und seinen Zweigen, indem die in der Imago völlig getrennt verlaufenden Muskeln im Stadium 1 eine einheitliche Masse darstellen, in welcher auch bei mikroskopischer Untersuchung die Anteile der einzelnen Muskeln schwer zu unterscheiden sind.

In allen diesen Unterschieden kommt der im ersten Stadium anfangs noch vorliegende Mangel an ausgiebiger und straffer funktioneller Beanspruchung dieser Muskeln zum Ausdruck.

Die dorsale Längsmuskulatur.

Diese in der Imago mit Ausnahme des ersten Abdominalsegmentes einheitlich erscheinende Muskulatur zeigt im ersten Stadium einen in allen Segmenten gleichartigen Zerfall in einzelne Gruppen. Es wurde nun angenommen, daß sie in der Imago einen primär einheitlichen Belag des Tergits darstelle und nur im ersten Abdominalsegment infolge des Ansatzes des intersegmentalen Dorsoventralmuskels *IIIism* einen sekundären Zerfall erleide.

Es zeigt sich hingegen, daß diesem in der Imago beobachteten Zerfall in zwei Gruppen ein im ersten Stadium für sämtliche Abdominaltergite primär gegebenes Verhalten der Art entspricht, daß ganz allgemein im Abdomen eine mediale dorsale Längsmuskelgruppe *dlm1—4* durch die tergale Ansatzstelle einer medialen echten Dorsoventralmuskulatur *edvm* (*dvm* im Thorax, der auch der *IIIism* angehört, vgl. S. 716) geschieden wird von einem lateralen dorsalen Längsmuskel *dlm5* (*dlm2*, 1905 im Abdomen der Imago), welche durch ihre Zwischenstellung zwischen lateraler und medialer Dorsoventralmuskulatur gekennzeichnet ist (vgl. Textfig. 1, 6 u. 11 mit 21, 26, 27, Fig. 13 f. u. 35, 37).

Die allgemein auch für den Thorax etwa gültige Bedeutung dieser lateralen Längsmuskulatur, die durch die gesonderte Bezeichnung *5* zum Ausdruck gelangen soll, kann erst später erwogen werden.

Durch diese Gegenüberstellung erhält die regionale Auffassung der Abdominaltergite eine schärfere Begründung, indem sich — wie es im Sternit allerdings in andrer Weise der Fall ist (vgl. Bd. CI, S. 594 ff.) — ein medianer Bezirk von einem lateralen unterscheiden läßt, wobei letzterer in dem seitlich tiefen Hinabreichen der abdominalen Tergalplatten zur Anschauung kommt. Es ist anzunehmen, daß diese laterale Längsmuskulatur in dem Falle einer Rückbildung der den Abdominaltergiten typischen Seitenteile gleichfalls fehlt (vgl. S. 742 ff.). Nur durch den Untergang der gesamten medialen Dorsoventralmuskulatur des Abdomens wird der tergale Muskelbelag einheitlich, ausgenommen das erste Abdominaltergit, wo ein *IIIism* bestehen bleibt.

Aber auch die mediale Gruppe der dorsalen Längsmuskulatur (3) besteht im ersten Stadium aus mehreren regelmäßig und gesondert auftretenden Teilgruppen, die gemäß ihrer gemeinsamen hinteren Anheftung (vgl. im Thorax S. 741 f.) als zusammengehörig betrachtet werden müssen. Durch das Auftreten der mittleren medialen *edvm*-Muskulatur infolge Ansatzverdrängung und vielleicht infolge modifizierter Zugwirkungen veranlaßt, könnte diese Unterscheidung in Teilgruppen als morphologisch belanglos erscheinen, wenn sie nicht als primär aufgefaßt werden müßte und für die Anwendung auf die Muskelverteilung im Thorax von Bedeutung wäre.

Die Transversalmuskulatur,

der Quermuskel *rm*, zeigt im ersten Stadium keinen wesentlichen Unterschied von der Imago; auch fehlt er im ersten Abdominalsegment. Der Muskel kann trotz seines transversalen Charakters (vgl. Bd. CI, S. 617 f. und 618) zur Kategorie der sternalen Muskulatur gerechnet werden, da er entwicklungsgeschichtlich in gleicher Weise auftritt, wie diese (vgl. Heymons 1895 [zitiert S. 600], S. 69, Abs. 5—9 und Taf. XI, Fig. 88 *vtrm*) und da er in ähnlicher Weise verläuft, wie die lediglich an der Medianlinie absetzenden sternalen *bm*. Aus den S. 602 ff. geltend gemachten Gründen will es mir aber für die Insekten richtiger erscheinen, an der Unterscheidung zweier Kategorien, d. i. der sternalen Muskulatur und der Transversalmuskulatur zunächst festzuhalten, auch wenn der Befund des *Ovlm2* (158, Bd. CI, S. 618) in der Kehlhaut die Unterscheidung nicht zu verschärfen vermag.

Sein Verlauf bezeichnet aber infolge seiner Stellung zwischen vorderer und hinterer, medialer sowohl wie lateraler, Dorsoventralmuskulatur nicht, wie für die Imago (S. 378, 1905) angenommen wurde, die vordere Begrenzung eines Segmentes, sondern die Segmentmitte.

Einer Charakterisierung der vorderen Segmentgrenze bzw. eines intersegmentalen Bezirks durch diesen Muskel scheint auch HEYMONS 1895 geneigt gewesen zu sein; denn er faßt den Quermuskel seiner Entstehung nach als intersegmental auf, da er »in den den Dissepimenten entsprechenden, d. h. also intersegmentalen Abschnitten« entsteht. Er beschreibt diesen Befund an *Forficula* S. 57 und an *Gryllus* S. 61 und bespricht ihn zusammenfassend S. 68 ff. Der anatomische Befund hingegen entspricht dieser beschriebenen Entstehungsart, die übrigens für die Theorie der Doppelsegmente herangezogen werden könnte, nicht. Diese Differenz muß sich durch eine entwicklungsgeschichtliche Nachuntersuchung des Muskels *rm* (*vtrm* HEYMONS) mit Berücksichtigung seines Verhaltens zur medialen Dorsoventralmuskulatur aufklären lassen. Auch hinsichtlich der üblichen fälschlichen Auffassung dieses Muskels als Bauchdiaphragma, vgl. HEYMONS, S. 69.

Die mediale Dorsoventralmuskulatur.

Mittlere innere echte Dorsalventralmuskeln.

Diese Muskulatur ist in der Imago nicht vorhanden, denn sie geht bereits im ersten Stadium sehr bald restlos zugrunde. Ihre ehemaligen Ansatzflächen sind im ersten Stadium nach Schwund der Muskeln noch einige Zeit erkennbar, werden aber sodann in den späteren Stadien durch Einrücken der benachbarten dorsalen bzw. ventralen Längsmuskeln bedeckt und unkenntlich.

Die Kategorie der medialen Dorsoventralmuskulatur tritt vom ersten bis achten Abdominalsegment doppelpaarig auf; nach hinten zu nimmt sie im achten wieder an Größe ab, sodaß der *VIIIa,edvm2* im hinteren Segmentbezirk schwächer als der vordere ist. Im neunten Abdominalsegment tritt ein anders gearteter Muskel auf, der vorbehaltlich einer besonderen Untersuchung als nicht vergänglicher

Dorsoventralmuskel aufgefaßt werden kann. Die Kategorie ist dadurch charakterisiert, daß sie in der Fläche sowohl der seitlichen Sternalplatten, lateral von der ventralen Längsmuskulatur als auch in der Fläche des seitlich-medialen Teils der Tergalplatten — innerhalb der dorsalen Längsmuskulatur — ansetzt. Entfernt von der sternalen Seitenkante angeheftet, gehört sie also dem Seitenteile der Bauchplatte an, was durch die Anheftung des vorderen Dorsoventralmuskels im zweiten und beider im ersten Abdominalsegment an der Parasternalplatte zum besonderen Ausdruck kommt (Fig. 18). Die Abbildungen Taf. XXII, Fig. 17*a* und Taf. XXIVf., Fig. 22, 26, geben einen Maßstab zur Beurteilung der Massenentfaltung dieser in morphologischem und in funktionellem Sinne so wichtigen vergänglichen Muskulatur des Embryonalmechanismus, welche schon innerhalb des ersten Stadiums in dessen Übergangszustand in der beschriebenen (vgl. S. 616 u. S. 649) Weise zugrunde geht und deren Schwinden für das junge Tier eine Zeit höchst wichtiger physiologischer Substanzumlagerung bedeutet. Ihr Auftreten ist von grundlegender Bedeutung zur Beurteilung der Verhältnisse im Thorax; denn es bleibt zu untersuchen, ob die hier im Abdomen nicht im einzelnen differenzierte mediale Dorsoventralmuskulatur *edvm* der im Thorax so reich differenzierten medialen Dorsoventralmuskulatur *dvm* homolog ist (vgl. S. 743f., 754ff., 762).

Diese Muskulatur wurde von Heymons 1895 auf Taf. XI, Fig. 88, *dvm* mit Betonung ihrer starken Entwicklung abgebildet und S. 69, Abs. 1 u. 2 kurz und zutreffend beschrieben; eine Bedeutung für die Atmung besitzen diese Muskeln aber nicht. Sie wurden demnach von Heymons implicite auch für die in der Imago vorhandene seitliche Dorsoventralmuskulatur *ldvm* gehalten, welche allerdings als Atmungsmuskulatur in Betracht kommen kann (vgl. S. 653). Vgl. hierzu die Tafelfig. 39, 41, 44, 45 in Bd. CI und die Textfig. 1 u. 12 (nebst den Tafelfig. 22, 26, 29) mit Heymons Fig. 88.

Anmerkungen über die segmentalen Oenocytengruppen und andre.

Es ist hier der Ort, auf die im Abdomen und im hinteren Metathorax angetroffenen beträchtlichen Oenocytengruppen einzugehen, welchen im Zusammenhange mit den auf S. 616 angestellten Erwäwägungen und den auf S. 648 beschriebenen Vorgängen anscheinend eine bedeutende Rolle bei der Histolyse der Muskeln bzw. bei den Massenumlagerungen am Ende des Übergangszustandes zufällt; vielleicht sondern sie als Drüsenzellen gewisse Fermente ab, welche zur

Auflösung der Muskulatur beitragen. Diese Oenocyten werden von Heymons 1895, Abschn. IV, S. 51, besprochen, und es wird ihre allgemeine Verbreitung bei den Orthoptera und Dermaptera festgestellt.

Dementsprechend kommen im Übergangszustande des Stadium 1 bei der Grille vom ersten bis achten Abdominalsegmente segmental angeordnete Oenocytengruppen vor, welche — im Fettkörper eingelagert — den hinteren medialen Dorsoventralmuskeln *edvm2* in deren mittlerer Strecke hinten und seitlich nachfolgen; im hinteren Teile des achten Hinterleibssegmentes schließt eine große Oenocytengruppe die Reihe ab (vgl. Fig. 8, 10—13, 16—20). Außerdem findet man — unregelmäßig verteilt — noch an andern Stellen zwischen der Dorsoventralmuskulatur solche Oenocyten (z. B. Fig. 17f. hinter *edvm1*). Weitere Ansammlungen von Oenocyten finden sich in der sternalen Region der Abdominalsegmente vor, vgl. Textfig. 7 und Fig. 27. Im vorderen Thorax und im Bereiche der Halshaut wurden keine Oenocyten angetroffen!

Im Zusammenhange mit den geschilderten Vorgängen sieht man die Oenocyten sich zum Teil zerstreuen, allmählich degenerieren und verschwinden, etwas später nachdem die Muskelmassen aufgelöst sind. Man trifft alsdann noch Reste von Muskelfasern und die S. 610 erwähnten krümeligen Elemente in den Maschen des Fettkörpers. Dem speziellen Zusammenhang dieser Erscheinungen kann ich hier nicht weiter nachgehen und ich verweise im übrigen auf die Textfig. 3, 7, 9, 11, 16 (S. 647 ff.) nebst Fig. 27 mit den dort gemachten Angaben, ferner auf die Arbeiten Janets[1], S. 37ff., 42 und 131ff.

Die Seitenmuskulatur, Flankenmuskulatur, Pleuralmuskulatur.

Dorsoventrale Seitenmuskeln.

Diese Muskulatur ist in der Imago ebenso wie im ersten Stadium vorhanden, sie ist aber im letzteren relativ bedeutend stärker entwickelt.

Durch Neuauffindung des einen und Umdeutung des andern Muskels erfährt jedoch die 1905 gegebene Darstellung eine erhebliche Ergänzung. Die wahre morphologische Stellung dieser Muskulatur konnte auf Grund der Befunde in der Imago nicht erkannt werden, da ja eine mediale innere Dorsoventralmuskulatur im Abdomen überhaupt zu fehlen schien. Die vorliegenden dorsoventralverlaufenden

---

[1] Charles Janet, Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs après le vol nuptial chez la reine de la fourmi (*Lasius niger*). Limoges 1907.

Muskeln wurden daher damals im weiteren Sinne homologisiert mit der medialen *dvm*-Dorsoventralmuskulatur im Thorax und es wird ihr besonderer Charakter, nämlich die Anordnung am Rande der Tergite, also diese vom thoracalen Verhalten (vgl. auch vom *IIIism*) abweichende Randständigkeit, in gezwungener Weise erklärt mit den im Abdomen vorliegenden Verschiedenheiten in topographischer und kinematischer Beziehung. Ein spezieller Vergleich mit thoracalen Muskeln überhaupt (vgl. S. 754 ff.) schien völlig ausgeschlossen in Ermangelung einer auf bestimmter Definition beruhenden, engeren Vergleichsgrundlage. Dies hat sich durch die Befunde am Übergangszustand des ersten Stadiums geändert; denn infolge des embryonalen Auftretens der inneren Dorsoventralmuskulatur erhält sie eine gesonderte Stellung als äußere, laterale Dorsoventralmuskulatur oder als dorsoventrale Flankenmuskulatur, als welche sie sich der echten inneren Dorsoventralmuskulatur als neue Kategorie nebenordnet. Es wird versucht werden, das Prinzip dieser Muskelverteilung auch im Thorax anzuwenden.

Ganz entsprechend der inneren Dorsoventralmuskulatur zerfällt diese äußere laterale Dorsoventralmuskulatur in einen vorderen und in einen hinteren segmentalen Muskel, wodurch die Gegenüberstellung eines vorderen und eines hinteren Bezirkes innerhalb eines Segmentes noch mehr betont wird (vgl. *rm* S. 693 f.). Es entspricht dieser symmetrischen Anordnung auch ihre symmetrische Beteiligung an den in den vorderen Abdominalsegmenten vorliegenden, auf die intersegmentalen Bewegungserscheinungen bezüglichen Aufgaben, daß nämlich nicht der *IIa ldvm2*, wohl aber der *IIa ldvm1* zugleich mit dem Auftreten der Parasternalplatte nach vorn verlagert ist, ganz entsprechend dem gleichen Verhalten der medialen Dorsoventralmuskeln.

Der vordere laterale Dorsoventralmuskel *ldvm1* ist im zweiten bis vierten Segmente des ersten Stadiums gleichmäßig und kräftig ausgebildet, hingegen im dritten und vierten Segment der Imago außerordentlich schwach, so daß er infolge seiner Kleinheit zuerst auf Schnittserien gefunden wurde. Im imaginalen zweiten Abdominalsegment jedoch ist er als Muskel der Parasternalplatte von besonderer mechanischer Bedeutung und daher ziemlich kräftig entwickelt; er wurde daher auch 1905 gefunden, jedoch in Ermangelung einer Vergleichsmöglichkeit mit lateralen Dorsoventralmuskeln andrer Segmente als ein den *dvm* homologer *Ia ism*-Muskel gedeutet.

Im ersten Abdominalsegmente fehlt ein vorderer lateraler Dorsoventralmuskel im Stadium 1 ebenso wie in der Imago, ohne daß sich eine völlig stichhaltige Beziehung, es sei denn der Ansatz des metathoracalen Intersegmentalmuskels *IIIism*, angeben ließe, der ihn im tergalen Bezirk kinematisch etwa ersetzen würde. Denn vom Standpunkt der Mechanik betrachtet, könnte eine Verbindung der Vorderecke des im ersten Stadium noch allseitig freien ersten Abdominaltergits nach einem vorderen Ventralbezirk, wie es in den andern Abdominalsegmenten ja der Fall ist, infolge der Existenz eines *IIIism* überflüssig erscheinen. Nun ist aber sowohl der vordere wie auch der hintere Seitenbezirk des ersten ventralen Sternits im Bereich der Parasternalplatte enthalten und nach hinten verlagert; es würde alsdann, falls ein an der Parasternalplatte ansetzender *Ia ldvm1* existierte, neben dem *ipm5* und dem *ldvm2* noch eine dritte Verbindung des Tergits mit jener Platte hergestellt werden; das Fehlen einer solchen Verbindung erscheint also in Anbetracht der Existenz eines *IIIism*, aber auch nur deshalb, völlig ausreichend verständlich.

Der hintere laterale Dorsoventralmuskel *ldvm2* ist in allen Segmenten des ersten Stadiums kräftig, in der Imago aber relativ weniger kräftig entwickelt. Im ersten und zweiten Abdominaltergit der Imago ist gegenüber dem Stadium 1 eine geringe Verschiebung der tergalen Ansatzstellen nach hinten, also eine Wanderung der Muskeln am tergalen Seitenrande zu beobachten. Daß der Muskel auch im ventralen Bezirk unabhängig von der unterbrochenen Flankenmuskulatur *pm3* ansetzt, kommt im ersten Stadium gleichfalls, besonders auch durch den Ansatz des *pm3* an der Parasternalplatte im zweiten Abdominalsegment zum Ausdruck. Die 1905 (S. 377 unten, S. 378f.) besprochenen Anschauungen über die im zweiten Abdominalsegment vorliegenden kinematischen Beziehungen der lateralen Dorsoventralmuskeln des ersten und zweiten Abdominalsegmentes werden durch die Umdeutung des *Ia ism* in *IIa ldvm1* natürlich nicht verändert.

Hingegen muß die für die 1905, S. 378, 379, gegebene morphologische Auffassung des *IIa ldvm1* (24) als *Ia ism* angeführte Begründung angesichts der neuen zwingenden Tatsachen aufgegeben werden. Ein dem thoracalen intersegmentalen Dorsoventralmuskel homologer *Ia ism* existiert also weder im ersten Stadium noch in der Imago. Aber während *IIIism* im ersten Stadium bei allseitig freiem erstem Abdominaltergit als Rotator noch funktionsfähig ist, überläßt er nach engerem Anschluß des Tergits an das Metanotum in der Imago diese Funktion dem dorsoventralen Seitenmuskel *IIa ldvm1*, der einem etwaigen *Ia ism* funktionell, aber nicht morphologisch gleichwertig sein würde.

Unterbrochene Seitenmuskeln.

Sternalpleurale und tergalpleurale Seitenmuskeln, Atemmuskeln im engeren Sinne.

Als unterbrochene Seitenmuskulatur können die sternalpleuralen und tergalpleuralen Flankenmuskeln bezeichnet werden, da sie innerhalb der Flankenhaut eine Unterbrechung erfahren. Diese Muskulatur gleicht im Stadium 1 völlig der in der Imago beobachteten, abgesehen von den bereits S. 655 ff. besprochenen Verschiedenheiten in den Stärkeverhältnissen. Gegenüber der 1905 auf Grund der Untersuchung der Imago gegebenen Darstellung sind nunmehr einige Änderungen hinsichtlich der Deutung einzelner Muskeln eingetreten:

Der laterale Stigmenmuskel *stm* ist in allen beobachteten Abdominalsegmenten und Stadien als einfacher Muskel aufzufassen.

Denn die im zweiten Abdominalsegment auftretende Zweiteiligkeit war als spezielle morphologisch belanglose Teilfaserbildung zu deuten, und die ihr anscheinend entsprechende Zweiteiligkeit eines *stm* im ersten Abdominalsegment mußte als irrig erkannt werden. Es stellte sich nämlich infolge der im ersten Stadium weniger konzentrierten Anordnung der hier noch kräftiger ausgebildeten Muskeln in einem noch breiten, räumlich weniger reduzierten ersten Abdominalsegment heraus, daß der als vorderer Stigmenmuskel beschriebene *Ia stmα* ein vor dem Stigma befindlicher Flankenmuskel *pm2* ist und als solcher auch hinsichtlich seiner äußeren Gestalt vollkommen dem *IIapm2* im zweiten Abdominalsegment entspricht.

Ferner mußte das Fehlen eines *pm1* in den beiden ersten Abdominalsegmenten angenommen werden.

Diese Feststellungen sind eng verknüpft mit einer schärferen begrifflichen Zusammenfassung der Muskeln nach topographischen Gesichtspunkten, die für das erste Stadium sowohl wie für die Imago gelten und welche auf die immer offenbarer werdende Erkenntnis einer symmetrischen Durchbildung von Einzelheiten je innerhalb der Muskelkategorien und in den Beziehungen der letzteren zu einander gemäß der Begriffe vorn, hinten, lateral, medial und gemäß ihrer Beziehung auf die im Bereich der verschiedenen Muskelkategorien befindlichen Organe gegründet sind. Es kommt in allen derartigen Fällen eine in gewissem Sinne mathematische Gesetzmäßigkeit zum

Ausdruck, welche bei der Ergründung von Homologien eine führende Rolle zu spielen vermag.

In dieser Hinsicht ist der 1905, S. 375 und 376, gegebenen Auffassung der Pleuralmuskulatur in drei Gruppen, eine vordere, mittlere und hintere, nunmehr eine Zweiteilung vorzuziehen, ohne daß sich der Tatbestand selbst geändert hat. So ist entsprechend einer vorderen und hinteren medialen und lateralen Dorsoventralmuskulatur auch eine vordere und hintere Gruppe der unterbrochenen Seitenmuskulatur zu unterscheiden; innerhalb dieser Gruppen sind wiederum die Unterschiede aufzustellen, ob ein solcher Muskel an einem Chitinplättchen in der unterhalb der Stigmenhöhe verlaufenden Flankenfalte ansetzt oder nicht. Nach diesem Merkmale unterscheidet sich die sternalpleurale Muskulatur in kurze, d. h. an solchen Plättchen ansetzende, und in lange, d. h. in oder über Stigmenhöhe in der weichen Flankenhaut (im Flankenwulst) ansetzende Muskeln.

Es ist nun eine gewisse Symmetrie darin zu erblicken, daß sowohl die dem vorderen Dorsoventralmuskel *ldvm1* angeschlossene vordere, ebenso wie die auf den hinteren *ldvm2* bezügliche hintere Gruppe je einen kurzen und einen langen sternalpleuralen Muskel enthält, von denen je der erstere an einem Plättchen der Flankenfalte einem tergalpleuralen Muskel begegnet. Also:

Tabelle der abdominalen Seitenmuskeln.

	dorsoventrale	sternalpleurale	tergalpleurale
Vordere Gruppe	*ldvm 1* *edvm 1*	*pm 1* kurz *pm 2* lang	*ipm 5*
Mittlere Muskeln		*stm*, (sternalpleural)	*rm*
Hintere Gruppe	*edvm 2* *ldvm 2*	*pm 3* kurz *pstm 6* lang	*pm 4*

Beide Gruppen sind geschieden durch einen die Mitte bezeichnenden, dem *rm* gegenüber liegenden, speziell auf die Stigmen bezüglichen Seitenmuskel.

Diese im Stadium 1 so besonders auftretende Zweiteilung scheint mir die natürlichere zu sein.

Die Verwertung dieser speziellen Kenntnis gibt Aufklärung über die im ersten und zweiten Abdominalsegment eingetretenen Veränderungen, und die Anwendung des hierin steckenden allgemeinen Prinzips gibt auch unter Berücksichtigung veränderter Spezialbedingungen Gewähr für die Berechtigung ähnlicher Gesichtspunkte im Thorax.

Es ist eine Bestätigung dieses Prinzips, wenn auf Grund der primären Befunde im ersten Stadium der in der Imago bisweilen homogen, d. h. einteilig erscheinende laterale Dorsoventralmuskel des ersten Abdominalsegmentes *Ia ldvm2* als morphologisch zweiwertig erkannt ist und wenn in seiner hinteren Teilfasergruppe auch für das erste Abdominalsegment in der Imago der tergalpleurale Intersegmentalmuskel *ipm5* — in einem die intersegmentale Muskulatur so sehr beanspruchenden Bezirk nachträglich gefunden wurde.

Demnach fehlen im ersten Abdominalsegment des ersten Stadiums und der Imago jene Muskeln: *pm1*, *pm3*, *pm4*, *pstm6*, welche mit intrapleuralen Bewegungserscheinungen verknüpft sind — *pm2* hat sekundär auf die Intersegmentalfalte Bezug genommen — als Ausdruck dessen, daß auch schon im ersten Stadium die Bewegungsfähigkeit der räumlich noch nicht so sehr rückgebildeten Flankenhaut eingeschränkt ist, infolge der Abhängigkeit von der starren Pleuralregion im Thorax (vgl. 1905, S. 377, mittl. Abs.). Intersegmental wirksame Muskeln, wie der *pm2* und der *ipm5*, aber blieben neben dem langen Seitenmuskel *ldvm2* und dem Stigmenmuskel *stm* im ersten Abdominalsegment erhalten (vgl. auch S. 808 u. 1905, S. 376, vorletzten Absatz).

In diesen Tatsachen kommt durch eine dem Metathorax angenäherte Organisation die überleitende Zwischenstellung des ersten Abdominalsegmentes zwischen Thorax und Abdomen charakteristisch zum Ausdruck. Hierin kann eine Bestätigung des thoracalen, Charakters des ersten Abdominalsegmentes gesehen werden, welcher in den zahlreichen Arbeiten über die Embryonalentwicklung besonders bei Orthopteren mit dem Hinweis auf die Anlage einer besonders großen Extremität im ersten Abdominalsegmente vielfach betont worden ist. Anderseits gibt der anormale Befund der Serie Nr. 8 (S. 611, 687) einen Beleg für diese Zwitterstellung, indem er einen Rückfall des 3. Thoracalsegmentes in typische abdominale Organisationsverhältnisse vorführt.

Stigmenmuskel.

Dieser Muskel tritt als echter Stigmenmuskel *stim* und als Antagonist des lateralen Stigmenmuskels in allen Abdominalsegmenten des ersten Stadiums und der Imago auf; er bedeutet eine Annäherung abdominaler Verhältnisse an die thoracalen.

Zusammenfassendes über die Natur des Parasternum.

Diese Betrachtung sei als Nachtrag zu der Imago den 1905, S. 378, Abs. 3, gegebenen Ausführungen angefügt (vgl. auch S. 775, 777, 804, 808).

Auf den Unterschied eines stärker chitinisierten medialen von einem schwächeren, allmählich in die Flankenhaut überleitenden, aber dennoch deutlich abgegrenzten lateralen Teiles dieser Platte nimmt die Muskulatur in bestimmter Weise Bezug, indem die laterale ventrale Längsmuskulatur des ersten und zweiten Hinterleibssegmentes hinten an den vorderen bzw. vorn an der hinteren festen Kante des Parasternum ansetzt. In der stärker chitinisierten medialen Fläche der Platte setzt die gesamte, dem zweiten Abdominalsegment angehörige Muskulatur derart gruppiert an, daß sie in ihrer Gesamtheit einen Gegensatz bildet zu der etwas entfernt, mehr lateral und am Vorderrande der Platte angehefteten Flankenmuskulatur des ersten Abdominalsegmentes. Gegenüber dieser Feststellung ist die auf den Bezirk des Parasternum (1905, S. 378, unterster Abs.) bezogene Verwertung des Quermuskels *rm* als Mittel zur Bestimmung einer vorderen Segmentgrenze hinfällig, zumal der Quermuskel selbst nun als mittelständiger Muskel erkannt wurde. Im ersten Stadium setzt außerdem die ganze echte innere Dorsoventralmuskulatur des ersten und die vordere Gruppe des zweiten Abdominalsegmentes am Parasternum an.

Im Parasternum ist daher der vordere und mittlere Seitenteil des zweiten Abdominalsternites (vgl. *IIa vlm2 + 3, IIa edvm1*) und vom ersten der gesamte Seitenbezirk (vgl. ferner *Ia vlm2, Ia edvm1 + 2, IIIvlm4 + 5, Ia, IIa vlm2*) enthalten derart, daß die mediane Region stets unbeeinträchtigt blieb. Bei Betrachtung des *Ia ipm5* (41) wurde die Wahrscheinlichkeit pleuraler Anteile in der Parasternalplatte begründet.

Ist nun das Parasternum in kinematischer Hinsicht als eine mit den Aufgaben erhöhter intersegmentaler Beweglichkeit verknüpfte Repräsentation lateraler Bezirke aufzufassen, so ist diese Neubildung mit ihren vielseitigen Beziehungen keineswegs als ein sogenanntes »Schnürstück« anzusehen; ein Begriff, den ich schon 1905 (vgl. S. 378) auch unter Hinweis auf Beispiele von der morphologischen Bedeutungslosigkeit gewisser Chitinbildungen prinzipiell anfechten mußte.

d. Zusammenfassung der Ergebnisse über die abdominale Muskulatur, Bestätigung und Ergänzung der für die Imago 1905 festgestellten Tatsachen durch die Nachuntersuchung an der Imago.

Unter Berücksichtigung der besonders im Bereich der Flankenmuskulatur eingetretenen Änderungen ergibt sich eine Bestätigung der 1905 für die Imago gegebenen Auffassung der Abdominalsegmente in kinematischer und eine Ergänzung durch die seitliche Dorsoventralmuskulatur in topographisch morphologischer Hinsicht. Es läßt sich daher zusammenfassend sagen: Die Muskulatur gestattet für alle Abdominalsegmente die Durchführung spezieller Homologien, deren Voraussetzungen nach Maßgabe der mechanischen Aufgaben in den betreffenden Segmenten erfüllt oder eingeschränkt werden. So ist im zweiten Abdominalsegment die Muskulatur fast identisch mit der im vierten und dritten Abdominalsegment, im ersten jedoch erheblich vereinfacht. Der hauptsächliche Gesichtspunkt für die Beurteilung der Störung der regelmäßigen Durchbildung der beiden vorderen Hinterleibssegmente liegt für das erste und zweite Segment schon im Stadium 1 in der Ausbildung der Parasternalplatte, wodurch Ungleichheiten im Verlauf und in den Stärkeverhältnissen der Muskulatur hervorgerufen werden. Kinematisch wird dieser Vorgang durch das Bedürfnis freierer intersegmentaler Beweglichkeit der Hinterleibsbasis verständlich; diese ist mit einem gewissen Gegensatz des ersten und zweiten Abdominalsegmentes verbunden, welcher besonders auch in der seitlichen Dorsoventralmuskulatur dieser Segmente zum Ausdruck gelangt. Für das erste Abdominalsegment kommt außerdem die Abhängigkeit der weniger beweglichen Flankenhaut von dem benachbarten starren Epimeron des Metathorax hinzu, zugleich mit dem in der Imago vollzogenen engen Anschluß der Tergalplatte an das Metanotum.

Vergleich des ersten Stadiums mit der Imago.

Die Erwartung, es möchten u. a. die mit der Ausbildung der Parasternalplatte und in der Vereinfachung der Muskelverteilung im ersten Abdominalsegment hinsichtlich des Imaginalstadiums vorliegenden Tatsachen im ersten Stadium weniger streng durchgeführt sein, hat sich, von dem auf S. 687 beschriebenen Ausnahmefall der Serie Nr. 8 abgesehen, nicht erfüllt, indem beide Stadien bereits eine auffallende Übereinstimmung in der speziellen Ausbildung von Skelet und Muskulatur zeigen, und in topographischer Hinsicht daher keine wesentlichen Umformungen eintreten. Es gibt unter den in der Imago beobachteten Muskeln weder solche, welche erst im Verlaufe der Metamorphose hinzukommen, noch sind vom Normalzustand des ersten Stadiums ab Muskeln fortgefallen: Der Normalzustand des ersten Stadiums ist im wesentlichen ein Abbild des fertigen Tieres; vgl. die Schemata I, II mit V, VI, Taf. XXVII f., Fig. 37, 38 und im Bd. CI, Fig. 40 u. 42.

Hieraus kann die ganz allgemein gültige Folgerung gezogen werden, daß mit der Gleichartigkeit skelettaler Bezirke auch eine völlige Gleichartigkeit der Muskelverteilung verknüpft ist, daß also in einer parallel gehenden Ausgestaltung des Skelettes und der Muskulatur eine unmittelbarste Abhängigkeit und wechselseitige Bedingtheit beider Organsysteme besteht. So kann auch von der Möglichkeit etwaiger, morphologisch bedeutsamer Restbestände von Muskulatur ohne mechanische Aufgaben, ohne kinematische Beziehungen, nicht die Rede sein (vgl. hierzu die mediale Dorsoventralmuskulatur *edvm*); vielmehr: Fällt eine kinematische Beziehung fort, so fehlt auch die Muskulatur.

Die anderseits in der Muskulatur der Imago beobachteten Unterschiede gegenüber dem soeben aus dem Ei geschlüpften Übergangszustande des ersten Stadiums und auch gegenüber dem Normalzustand sind folgende:

1) Nach Maßgabe der Änderungen im Skelet: Sie sind, wie erwähnt, nur sehr gering. Auf den Anschluß des ersten Abdominaltergits an das Metanotum sind zurückzuführen: Die räumliche Einschränkung des imaginalen ersten Abdominalsegmentes gegenüber dem ersten Stadium, in welchem die Anordnung der Muskeln deutlicher ist, und vielleicht auch die Verschiebungen der hinteren dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm2* am Tergit des ersten und zweiten Segmentes. Die im Stadium 1 bereits vorhandene Rückbildung schreitet während der nachembryonalen Metamorphose nur noch quantitativ fort. Qualitativ in ihren einzelnen Elementen bereits gegeben, kann das erste Abdominalsegment jedoch nicht (vgl. 1905, S. 379) in dem 1905 angegebenen Sinne als morphologische Vergleichsbasis angesprochen werden, da sie eine von der allgemein gültigen morphologischen Grundlage infolge der schon embryonal durchgeführten Rückbildungen (z. B. des *ldvm1*) abweichende Ausbildung besitzt und darin den zwar weniger einfachen und in vollem Besitz der Einzelkategorien ausgebildeten übrigen Abdominalsegmenten nachsteht.

2) Unterschiede gemäß den Änderungen in den relativen Stärkeverhältnissen der Muskeln. Bei der Unsicherheit der Messungen relativer Muskelstärken entziehen sich die feineren Unterschiede der Beobachtung. Immerhin sind die bezüglich der Flankenmuskulatur gewiß auch nicht ohne Anlaß der zugrunde gehenden medialen Dorsoventralmuskeln *edvm* eingetretenen Veränderungen auffallend genug (vgl. S. 660), daß sie auf einen Wechsel kinematischer Beanspruchung schließen lassen, deren Ziel eine durch die unterbrochene

Flankenmuskulatur bewirkte segmentale, vielleicht auch intersegmentale Beweglichkeit ist, unter Einschränkung der besonders im ersten und zweiten Abdominalsegment mitbeteiligten dorsoventralen Muskeln. Die Rückbildung der Stärkeverhältnisse der lateralen Dorsoventralmuskulatur sogar noch innerhalb des Imaginalzustandes ließ die Unterscheidung eines Übergangszustandes von einem Normalzustande dieses Stadiums zu.

Eine ähnliche Verstärkung durch Gebrauch im Verlaufe nachembryonaler Entwicklung unter Trennung vereinter Faserkomplexe zeigt die ventrale Längsmuskulatur des zweiten Abdominalsegmentes in ihrer Beziehung zum metathoracalen medialen ventralen Längsmuskel. Die Rückbildung von Muskulatur, sofern sie im Normalzustande des ersten Stadiums noch vorhanden, geht aber niemals so weit, daß die Muskeln gänzlich fortfallen.

3) Änderungen, die nach Fortfall der medialen echten Dorsoventralmuskulatur eintreten.

Gegenüber den soeben erwähnten geringfügigen Änderungen sind um so tief greifender jene Unterschiede, welche zwischen der Imago und dem ersten Stadium hinsichtlich der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* bestehen, jener Muskulatur, deren embryonales Auftreten und sofortiges Verschwinden in der nachembryonalen Periode noch innerhalb des ersten Stadiums die Unterscheidung eines Übergangszustandes und eines Normalzustandes des letzteren notwendig machte (vgl. S. 626) und welche den Übergangszustand charakterisiert. Die Muskeln verschwinden restlos mit dem Fortfall der eine Kompression der Segmente in dorsoventraler Richtung erfordernden Aufgabe, einer Funktion, die nur noch in den flügeltragenden Segmenten in flugmechanischer Hinsicht wieder verwertet wird. Für das Abdomen bleibt demnach nur noch die Beweglichkeit der Flankenhaut zu respiratorischen und die der intersegmentalen Haut zu längsgerichteten, nicht rotatorischen intersegmentalen — an das Spiel der Flankenmuskulatur bzw. der dorsalen Längsmuskulatur geknüpften — Bewegungsvorgängen von Bedeutung.

Ist also einmal das Auftreten und der Fortfall der inneren Dorsoventralmuskulatur an sich von Interesse, so hat ihr Fortfall ferner bedeutsame Änderungen in der Verteilung der übrigen Muskulatur zur Folge. Solche bestehen in Verschiebungen der Muskelansätze innerhalb der ventralen und dorsalen Längsmuskulatur, ferner des Quermuskels in die von dem *edvm* verlassenen Bezirke; sie haben z. B. eine Vereinheitlichung der dorsalen Längsmuskelgruppen zur Folge;

es sind Muskelwanderungen, welche in der lateralen Dorsoventralmuskulatur *ldvm* — vielleicht unter mittelbarer Verknüpfung mit dieser gleichen Ursache — auftreten und welche die vorher so auffällige Anschauung von den Begriffen der lateralen Bezirke des Tergits und Sternits, besonders tergal, verwischen (vgl. hierzu das Schema I 1905, S. 375 = Schema V, Bd. CI, Fig. 40 mit Schema I, Taf. XXVII, Fig. 37).

Alle diese Umstände verleihen dem ersten Stadium den Charakter eines primären Verhaltens und deuten darauf hin, daß in der Imago die Verhältnisse vereinfacht sind, als sekundäre Änderungen infolge Fortfalles und infolge Konzentration von Muskulatur; Verhältnisse, welche die morphologische Auffassung ganz allgemein derart erschweren, daß die im ersten Stadium gewonnenen Ergebnisse zu deren Klärung ganz unentbehrlich geworden sind.

Ergebnisse allgemeiner Natur, welche aus den im ersten Stadium neu beobachteten Verhältnissen hervorgehen.

Es handelt sich nach den bereits besprochenen Tatsachen von kinematischer Bedeutung hier noch um einige Ergebnisse morphologischer Natur, von denen das Ergebnis über die Bedeutung des ersten Abdominalsegmentes bereits zur Sprache kam (S. 703). Solche Ergebnisse sind speziell die Feststellung einer inneren echten Dorsoventralmuskulatur auch im Abdomen, sowie die Existenz einer reichlich differenzierten dorsalen Längsmuskulatur im ersten Stadium.

Im allgemeinen aber handelt es sich ferner um das Verhältnis der besprochenen Muskelkategorien zueinander, insofern durch eine bestimmte Anordnung ein morphologisches Prinzip ausgedrückt ist: Innerhalb eines jeden Abdominalsegmentes ist in der Richtung der Längsachse der Unterschied eines vorderen Bezirks, in welchem sich die vorderen Gruppen der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm*, der dorsoventralen Flankenmuskeln *ldvm* und der unterbrochenen Flankenmuskeln *pm* vorfinden, gegenüber einem gleichartigen hinteren Bezirke festzustellen, und in der Querachse der Unterschied eines medialen von einem lateralen Bezirke, auf welche sich die echte innere Dorsoventralmuskulatur bzw. die dorsoventrale Flankenmuskulatur, die dorsale und die ventrale Längsmuskulatur verteilen — letztere in einer der dorsalen nicht ganz homologen Weise, vgl. S. 693. Auf die schärfere begriffliche Durchführung dieser Regioneneinteilung im Abdomen wird deshalb so viel Wert gelegt, da sie für die Klärung der im Thorax gegebenen Muskelverteilung wichtig und beweiskräftig wird.

Die Anwendung des in der Verteilung abdominaler ventraler Längsmuskulatur liegenden Prinzips, die Unterscheidung nämlich einer medianseitigen Gruppe von einer lateralen gelang schon auf Grund der imaginalen Befunde 1905 auf die thoracale Region. Im folgenden muß nunmehr versucht werden, ob sich dies auch für die innere echte Dorsoventralmuskulatur, für die dorsoventrale und die unterbrochene Flankenmuskulatur durchführen läßt, wobei von der eben genannten Grundlage allgemein gehaltener Einteilung in Gruppen bzw. Bezirke ausgegangen werden muß. Es wird dabei eine besondere Schwierigkeit zu überwinden sein, welche uns die im Abdomen gegenüber dem Thorax verschiedenartige Lage des Stigma in der Mitte bezw. am Hinterrande des Segments und zwar im Verhältnis zu jenen Muskelgruppen in den Weg stellt.

Bemerkungen über das spezielle Verhalten einzelner Muskeln.

Bei der Schwierigkeit des Vergleichs der je nach der Schnittrichtung, dem Kontraktionszustande und wohl auch je nach individueller Variation wechselnden Befunde an Schnittserien des ersten Stadiums mit den gleichartig wechselnden Befunden an imaginaler Muskulatur kann auf einen Vergleich im einzelnen zwischen den Muskeln beider Stadien nicht eingegangen werden. Deutlicher bei gestrecktem als bei kontrahiertem Zustande zeigt die Flankenmuskulatur an ihren Ansatzstellen im Tergit und am Sternit eine plattere breitere Form unter Auseinandertreten der Fasern sowohl im Stadium 1 wie in der Imago, wogegen die echte Dorsoventralmuskulatur im Querschnitt stets mehr oder weniger gleichmäßig gerundet erscheint.

Außerdem neigt die dorsale Längsmuskulatur und die dorsoventrale Flankenmuskulatur stellenweise dazu, über die festen Chitinbezirke hinaus auf die Intersegmentalfalten überzugreifen, worin ein Hinweis auf die Möglichkeit einer Teilfaserbildung gegeben ist.

C. Der Metathorax[1].

a. Einzelbeschreibung der Muskeln.

Die Längsmuskulatur.

Die ventrale Längsmuskulatur.

45) (1905: 34) Musculus metasterni primus, *III ivlm 1*, intersegmentaler medianpaariger ventraler Längsmuskel (vgl. Taf. XXII ff., Fig. 19—21, 22). Er gleicht im wesentlichen dem in der Imago beschriebenen Muskel.

---

[1] Vgl. Textfig. 28—36, Tafelfig. 3—21, 23, 35, 36 und Schema II, IV, VI (Bd. CI).

Vergleichung und Deutung.

In seinem Verhalten zur ventralen Längsmuskulatur des Abdomens zeigt er auffallende Abweichungen von der Imago. Während nämlich in diesen die Teilbündel streng getrennt verlaufen und sie auch auf Querschnittbildern getrennt erscheinen, geht im ersten Stadium der Muskel selbst ebenso wie seine Äste streckenweise eine derart innige Verbindung mit den abdominalen ventralen Längsmuskeln *IIa* und *IIIa vlm2* und *IIa ivlm3* ein, daß die Anteile der einzelnen Muskeln stellenweise zu einer einheitlichen Masse verbunden sind. Sie sind derartig miteinander verschmolzen, daß auch bei sorgfältigster Durchmusterung von Serienschnitten die Anteile der betreffenden Muskeln nicht als solche erkennbar und zu verfolgen sind. Gleichwohl läßt sich durch Rekonstruktion der erhaltenen Schnittbilder bei der wechselseitigen Verschmelzung auch ein wechselseitiger Faseraustausch nachweisen, welcher im Prinzip dem Befunde an der Imago gleicht und welcher im folgenden beschrieben wird:

In der vorderen Hälfte des zweiten Abdominalsegmentes erscheinen der einheitliche *III ivlm1* und der zweiteilige *IIa vlm2 + 3* (18, 19) je als einheitlich begrenzte, voneinander entfernte Muskelmassen. Indem in der hinteren Hälfte des Segmentes der *IIa vlm2 + 3* platter und breiter wird, vereinigt sich der nunmehr austretende erste Ast des *III ivlm1* dorsal über den dem *IIa ivlm3* (19) entsprechenden dorsalen und medialen Teil des *IIa vlm2 + 3* hinweg tretend, lateral mit dem *IIa vlm2* (18) und setzt, mit ihm zu einheitlicher platter Muskelmasse vereinigt, ohne daß er sich noch besonders verfolgen ließe, am Vorderrande des dritten Abdominalsternits an (vgl. Textfig. 10—5).

Gleich nach Übertritt des Astes des *III ivlm1* treten die Fasern des *IIa ivlm3* (19) allmählich aus der sich entsprechend immer mehr verkleinernden Masse des *IIa vlm2* in die dorsale Masse des *III ivlm1* über, um in diesem Muskel gleichfalls völlig aufzugehen. Indem während dieser Vorgänge die gesamte Muskelmasse des vereinigten *III ivlm1* und *IIa ivlm3* dicht an das Sternit herantritt, verbindet sie sich lateral innig mit dem im dritten Abdominalsternit auftretenden *IIIa vlm2* (2), um sich mit diesem sodann vom Sternit zu entfernen (vgl. Textfig. 6—4). Im weiteren Verlaufe entzieht der zuerst sich lateral noch gesondert haltende *IIIa vlm2* (2) der vereinigten Muskelmasse des *III ivlm1* und *IIa ivlm3* den dorsalen, den *IIa ivlm3* darstellenden Teil der Fasermasse, sodann den bisweilen gesondert erkennbaren zweiten Ast des *III ivlm1*. Schließlich setzen alle diese Muskeln vereinigt als breite und platte

Muskelmasse am Vorderrande des vierten Abdominalsternits sich an. Der metathoracale *III ivlm1* verläuft sodann weiter in das vierte Abdominalsegment, wo er in enge Beziehung zum *IVa vlm2* (2) tritt und zweiteilig wird.

Alle die beschriebenen Vorgänge der Verschiebungen und des wechselseitigen Faseraustausches der verschiedenen Muskelmassen unter mannigfaltig wechselndem Auftreten von Teilgruppen innerhalb der Gesamtmassen gehen also derart vor sich, daß die Muskelmassen stets einheitlich begrenzt erscheinen.

Vorstehende Beschreibung ist das Ergebnis einer eingehenden Untersuchung der Muskulatur in beiden Körperhälften eines am Ende des Übergangszustandes befindlichen ersten Stadiums Nr. 5, in welchem die innere Dorsoventralmuskulatur fast ganz geschwunden ist. Sie stützt sich besonders auf die Befunde an der gedehnten linken Seite des seitlich gekrümmten Tieres, in welcher die Anteile der einzelnen Muskeln deutlicher hervortreten, während schon die linke stark kontrahierte Muskulatur prinzipiell gleiche, aber im einzelnen bezüglich der Bildung von Teilbündeln usw. abweichende Dinge zeigt.

Aus diesem dem ersten Stadium charakteristischen Verhalten der im Abdomen befindlichen Muskulatur ist gegenüber dem Imaginalstadium ein primärer Zustand erkennbar, in welchem eine einem einheitlichen Muskelkomplex angehörige Muskulatur zwar schon differenziert ist, aber noch nicht in isolierte Teilmuskeln gesondert erscheint, wie es dann der Fall ist, wenn bei einer stark in Anspruch genommenen Muskulatur die einzelnen Teilmuskeln bei größerer Selbständigkeit einen strafferen Verlauf zeigen.

In diesem dem Stadium 1 eigentümlichen Befunde liegt eine Bestätigung der bereits 1905 bei der Auffassung der metathoracalen ventralen Längsmuskulatur ausgesprochenen Ansicht (1905, S. 392). Zusammenfassend darf also nunmehr gesagt werden:

Die topographisch medianpaarigen ventralen Längsmuskeln des Metathorax, der *III ivlm1* mit seinen Ästen und der *IIIvlm2+3*, müssen aus einem einzigen Muskelkomplex hergeleitet werden. Die metathoracalen *IIIvlm2+3* sind als Äste des *III ivlm1* zu betrachten, welche im Anschluß an das erste und zweite Abdominalsternit gemäß ihrer mechanischen Beanspruchung früh zu selbständiger Bedeutung gelangten.

Es bleibt dabei unentschieden, ob die in der Imago beobachtete

Zweiteiligkeit morphologisch (als zwei besondere Äste) oder kinematisch (sekundäre Zweiteiligkeit) begründet werden muß.

Die auf die folgenden Abdominalsternite bezüglichen Äste sind weder in der Imago, noch weniger aber im ersten Stadium zur Selbständigkeit gelangt; denn hier weisen nicht nur diese Äste, sondern auch der Stammteil des *III ivlm1* durch ihre innige Verbindung mit der lateralen ventralen Längsmuskulatur der Abdominalsternite auf die gemeinsame Entstehung mit letzterer aus gleicher Muskelmasse hin, von wo aus sich die topographischen Befunde schrittweise gemäß kinematischer Gesichtspunkte zu entfernen scheinen. Dadurch gewinnt die gemeinsam hergeleitete laterale ventrale Längsmuskulatur der Abdominalsegmente *Ia*, *IIa*, *IIIa*, *IVa vlm2*, *IIa ivlm3* mit der medianpaarigen metathoracalen ventralen Längsmuskulatur *III ivlm1*, *IIIvlm2 + 3* einerseits eine gesonderte Stellung zur medialen ventralen Längsmuskulatur der Abdominalsegmente *Ia* ff. *vlm1* und der lateralen ventralen Längsmuskulatur im Thorax *IIIvlm4 + 5* anderseits; eine Gegenüberstellung, deren Folgerung Bd. CI, S. 594 ff. erwogen wird.

Jedenfalls darf schon jetzt gesagt werden, daß trotz dieses scheinbaren Gegensatzes die topographisch zulässige Unterscheidung (1905, S. 391) eines lateralen und medialen Längsmuskelkomplexes im ventralen Thorax der gleichen Unterscheidung im ventralen Abdomen morphologisch gleichwertig ist. Anderseits entsteht die Frage, in welcher Weise die Unterscheidung einer medianpaarigen und lateralen Gruppe der ventralen Längsmuskulatur einer ähnlichen Unterscheidung der dorsalen Längsmuskulatur in eine laterale und mediale Gruppe gleichwertig sei (Bd. CI, S. 594 ff.).

46) (1905: 35) Musculus metasterni secundus et tertius, *IIIvlm2 + 3*, intersegmentaler medianpaariger ventraler Längsmuskel (vgl. Taf. XXII f., Fig. 19—21). Er gleicht dem für die Imago beschriebenen Muskel.

Der Faserverlauf wurde nicht im einzelnen untersucht. Es genügt auch für das erste Stadium, seine Zweiteiligkeit festgestellt zu haben und gegenüber der Imago noch die engere Gemeinschaft der Ursprungsstelle und der Anfangsstrecke dieses Muskels mit dem vorigen besonders zu betonen.

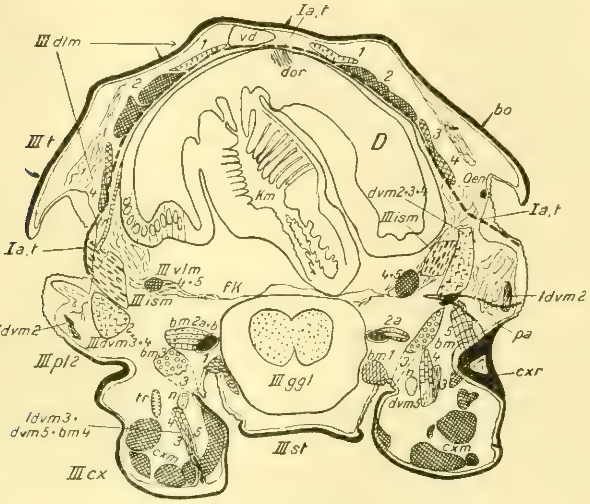
47) (1905: 36) Musculus metasterni quartus et quintus, *IIIvlm4 + 5*, intersegmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (vgl. Taf. XXII, Fig. 16—18).

Der zweiteilige Muskel gleicht durchaus dem für das Imaginalstadium beschriebenen.

Die dorsale Längsmuskulatur.

48—51) (1905: 37—40) Musculi dorsales metanoti, *IIIdlm1—4*, intersegmentale dorsale Längsmuskelgruppe (vgl. Taf. XIX und XX, Fig. 4—11 und Textfig. 28—33).

Unter dieser gemeinsamen Bezeichnung seien die in der Imago



Textfig. 28.

Intersegmentaler Bezirk zwischen dem ersten Abdominalsegment und dem Metathorax im frühen nachembryonalen Übergangszustand des Stadium 1. Hintere Grenze der Metathorax. (83. Schnitt der Serie Nr. 8, vgl. die Erklärung auf S. 606 ff. u. 611.) Die Umrisse des Schnittes stellen tergal den borstentragenden *bo* metathoracalen Hinterrand dar, in der ventralen Hälfte des Schnittes sind ausschließlich metathoracale Teile getroffen. Vom ersten Abdominalsegment ist nur noch rechts der pleurotergale Teil getroffen, an welchem der die vorderste Grenze des abdominalen Raumes kennzeichnende metathoracale intersegmentale Dorsoventralmuskel *IIIism* (52), ein Angehöriger der medialen dorsoventralen Kategorie, vor der abdominalen medialen Dorsoventralmuskulatur ansetzt, (vgl. auch die Imago, Fig. 35, 36). Letztere ist nicht mehr getroffen (vgl. die Textfig. 25). Die Umrisse des tergalen Vorderrandes des ersten Hinterleibssegmentes sind durch die Strichlinie entsprechend dem nach hinten folgenden Schnitte ergänzt. Der Umriß des pleuralen Apodems *ap* (nicht *pa* vgl. Figur) ist nach dem 82. Schnitt ergänzt. Die Schnittlage entspricht der in der Serie Nr. 5 bereits auf Textfig. 24 u. 27 rechts dargestellten. Man beachte besonders die metathoracale dorsale Längsmuskulatur *IIIdlm1—4*, (48—51), welche in der für die Thoracalsegmente typischen Weise das Fehlen des lateralen dorsalen Längsmuskels *dlm5* veranschaulicht. Vergleicht man mit dieser Abbildung, z. B. die folgenden Textfig. 26, 25, 22, 20, 17, so bemerkt man, daß zwar die mediale dorsale Längsmuskulatur *dlm1—4* im Metathorax und im Abdomen in analoger Weise entwickelt ist, daß jedoch der im Abdomen lateral von der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* entwickelte *dlm5* im lateralen Teile des Metathorax, lateral der medialen Dorsoventralmuskulatur, z. B. *IIIdvm2 + 3 + 4* (56—58) fehlt und daß dementsprechend in der tergalen Platte des Thorax nur der eutergale Bezirk vorliegt, während der pleurotergale Bezirk des Metathorax — vgl. denselben *plt* der Abdominalsegmente — beiderseits der seitlichen Grenze des Metanotum zu suchen ist; vgl. ferner die Erläuterung zur Textfig. 1 u. 30. — In der Hinterhüfte links der Ursprung coxaler und thoracaler Trochantermuskulatur am Trochanter. Die photographische Wiedergabe dieses Schnittes auf Taf. XXVI, Fig. 32, veranschaulicht die histologischen Verhältnisse des Darmes, den Mangel an geformter Nahrung, die Anwesenheit von Dotterresten im Darme, und die eigentümliche quere Lage des Kaumagens *Km*; ferner die histologische Beschaffenheit der Muskulatur, innerhalb welcher der embryonale Charakter dorsaler und ventraler Längsmuskeln, der Beinmuskeln und besonders des dorsoventralen Hüftmuskels *IIIdvm2 + 3 + 4* hervortritt.

einzeln beschriebenen Muskeln zusammengefaßt, obwohl sie auch hier gesondert auftreten. Diese Zusammenfassung kann jetzt gerechtfertigt werden dadurch, daß die im Abdomen der Imago einheitlich ausgebildete Längsmuskulatur im Stadium 1, wie gezeigt worden ist (S. 692f.), primär gleichfalls vielteilig auftritt und zwar im Zusammenhang mit der medialen Dorsoventralmuskulatur in solcher Weise, daß diese Teilmuskeln im Abdomen mit denen im Thorax in engeren Vergleich gezogen werden dürfen. Bei der Ähnlichkeit auch der tergalen Skeletbezirke im Abdomen und im Thorax gewinnt die Darstellung durch diese Zusammenfassung an Anschaulichkeit. Die Muskeln seien zunächst im einzelnen besprochen.

48) (1905: 38) Musculus metanoti primus, *IIIdlm1*, intersegmentaler medianpaariger dorsaler Längsmuskel des ersten Stadiums = M. metanoti secundus, *IIIdlm1a* in der Imago 1905, (vgl. Fig. 4—6).

Er entspricht dem in der Imago gefundenen Muskel.

Unter den bei dem Mangel einer tergalen Differenzierung im Skelet gegenüber der Imago veränderten Verhältnissen entspringt er als breiter, am meisten median gelegener kräftiger Muskel (vgl. 1905, S. 654, Textfig. 2 mit Textfig. 28—30 für das Stadium 1) in der Fläche der zweiten Hälfte des Tergits und verläuft mit parallelen Fasern nach hinten an die Intersegmentalhaut, wo er in langer Ansatzlinie ansetzt.

Vergleichende Betrachtung und Deutung.

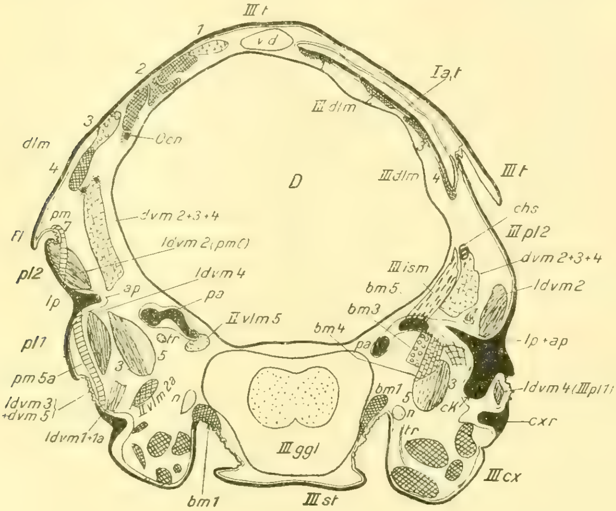
Im Vergleich mit der Imago ist er an sich um vieles kräftiger entwickelt, jedoch in beiden Fällen schwächer als der folgende. Er zeigt den Charakter, welcher dem primären Muskelbelag eigentümlich ist, und welcher auch bei den abdominalen Muskeln uns entgegentritt. Seiner ganzen Lagebeziehung nach kann er mit dem abdominalen ersten Längsmuskel verglichen werden (35), so daß durch diese auf Grund des imaginalen Befundes nicht erkennbare Beziehung, die diesen Muskeln 1905 gegebene Sonderstellung aufgehoben werden mußte, und der Muskel dementsprechend umbenannt wurde. Von dem ihm entsprechenden Muskel im Abdomen (vgl. Fig. 5 mit 6) unterscheidet ihn sein kurzer Verlauf, worin eine Annäherung an den Befund in der Imago gegeben ist, ohne daß hierfür eine Deutung in kinematischer Beziehung versucht werden kann.

49) (1905: 37) Musculus metanoti secundus, *IIIdlm2*, intersegmentaler medianpaariger dorsaler Längsmuskel im ersten Stadium = M. metanoti, *IIIdlm1* der Imago, (Fig. 5—8, 23)

Auch dieser Muskel mußte umgetauft werden, da sich seine wahre morphologische Stellung erst nach Kenntnis der abdominalen und metathoracalen Muskelverteilung im ersten Stadium erkennen ließ.

Beschreibung:

Von allen dorsalen Längsmuskeln am weitesten nach vorn reichend (Textfig. 31 ff.) beginnt er in der tergalen Fläche dicht am tergalen Vorderrande derart, daß seine vordersten Fasern auf die Intersegmentalfalte (Anlage des Phragma) übergreifen, verläuft breit als kräftigster der dorsalen Längsmuskeln dem Tergit dicht angelagert und unmittelbar lateral neben dem vorigen Muskel nach hinten, wo er gleich breit am einfachen Vorderrande des ersten Abdominaltergits in der Intersegmentalfalte neben ihm ansetzt.


III t
1
vd
2
Ia,t
III dlm
3
Ocn
dlm
4
D
III dlm
4
III t
pm
7
chs
Fl
dvm 2+3+4
III pl2
ldvm 2 (pml)
dvm 2+3+4
pl2
ldvm 4
III ism
ldvm2
ap
pa
bm 5.
lp
bm3
II vlm 5
bm4
-lp+ap
pl1
tr
pa
5
3
pm 5a
3
bm1
ldvm 4 (III pl1)
ldvm 3
+dvm 5
II vlm 2a
n
5
cK
n
cxr
ldvm1+1a
tr
III ggl
III cx
bm1
III st

Textfig. 29.

(Entspricht der Textfig. 28.) Hinterer Grenzbezirk des Metathorax gegen das Abdomen im späten nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (92. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erläuterungen auf S. 606 ff. u. 611.) Dieser Schnitt liegt etwas weiter nach vorn als der vorige, kann aber mit ihm unmittelbar verglichen werden, da er ihn ergänzt; besonders rechts ist der eutergale Vorderrand des in Textfig. 28 durch die Strichlinie angedeuteten ersten Abdominaltergits mit dem Ansatz der metathoracalen dorsalen Längsmuskulatur zu beachten. Im ventralen Bezirk vgl. auch die Textfig. 24 rechts. Im übrigen vgl. die folgende Textfigur. Man vergleiche diese Abbildung mit den ähnlich gelegten Schnitten durch die Imago 1905, S. 654, Textfig. 2 u. 3.

Vergleichende Betrachtung und Deutung.

Der allgemeine Befund entspricht also dem in der Imago, er weicht aber von dieser im einzelnen ab nach Maßgabe der im Skelet vorliegenden vereinfachten Verhältnisse, d. i. des Mangels der Phragmen. Er gleicht derartig im primären Verhalten durchaus der abdominalen Längsmuskulatur, so daß er mit dem dort vorhandenen zweiten Längsmuskel (3, 20, 35) homologisiert werden kann (vgl. Fig. 7 mit Fig. 8, Textfig. 28 mit 27, 26, 20 u. 17).

Die in der Imago eingetretenen Veränderungen betreffen hauptsächlich die im Zusammenhang mit der stärkeren Ausbildung der Phragmen auftretende, medianwärts gerichtete Verschiebung, wobei der Muskel etwas mehr in das Körperinnere und zum Teil unter den vorigen *IIIdlm1* zu liegen kommt.

Der relative Größenunterschied dieses Muskels gegenüber der Imago ist zum mindesten gering, wie ein Vergleich der Textfig. 29 und 30 mit den 1905 für die Imago gegebenen Textfig. 2—11, S. 654 bis 659 zeigt. Die geringe Größenzunahme entspricht der Funktionslosigkeit oder der Funktionsschwäche des Muskels in der Imago, während bei den übrigen Insekten mit indirekter Flugmechanik dieser Muskel zu besonders kräftiger Ausbildung gelangt. Dementsprechend ist auch der Muskel in den Fig. 41, Schema IV (blau) und Fig. 47, 48 dargestellt.

Die beiden folgenden Muskeln zusammengenommen, sind im Querschnitt ihrer hinteren gemeinsamen Strecke wenig schwächer als der vorige Muskel und stärker als der *IIIdlm1.*

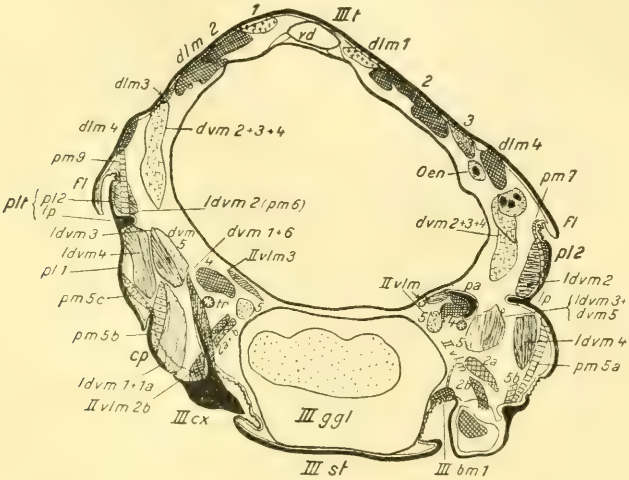
50) (1905: 39): Musculus metanoti tertius, *IIIdlm3,* intersegmentaler lateraler dorsaler Längsmuskel (vgl. Fig. 8—10).

Er entspricht im allgemeinen den in der Imago gemachten Beobachtungen.

Nach Maßgabe der vereinfachten Skeletverhältnisse im Tergit entspringt er in dessen Fläche mit Beginn der hinteren Hälfte desselben, lateral neben dem vorigen und medialwärts hinter der dorsoventralen Muskulatur in der Weise, daß nur ein geringster Teil der medianen Fasern im gleichen Querschnitte mit dem Ansatze der letzteren am Tergit entspringt; er reicht also fast garnicht nach vorn über diese hinaus. Im geraden Verlauf nach hinten vereinigt er sich mit dem folgenden zu gemeinsamer, lateral dicht neben dem *IIIdlm2* (49) gelegener, langer Ansatzlinie am Vorderrande des ersten Abdominaltergits (Textfig. 28, 29).

Vergleichende Betrachtung und Deutung.

Gegenüber dem imaginalen Befunde, wo er auch räumlich sehr zurücktritt, erscheint der Muskel kräftiger ausgebildet zu sein. Er gleicht ihm auch hinsichtlich seiner Stellung zur Dorsoventralmuskulatur. In seiner gesamten Ausbildung und Stellung, besonders auch in seinem Verhalten zur Dorsoventralmuskulatur gleicht er ferner völlig dem entsprechenden Muskel (3) der Abdominalsegmente im Übergangszustande des ersten Stadiums; er tritt jedoch hier im Metathorax ein wenig kräftiger und von dem *dlm2* mehr gesondert auf.



Textfig. 30.

Hinterer bis mittlerer Bezirk des Metathorax im späten nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (88. Schnitt der Serie Nr. 7, kombiniert mit dem 87. und 89., vgl. die Erklärung auf S. 606 ff. u. 611.) Infolge der stark nach hinten gelegenen Anheftung der Beine am Sternit und der entsprechenden Schräglage der Pleuralleiste (vgl. 1904, ebendort auch die Fig. 1, 2 u. 5), welche auf Querschnitten stets im queren Schrägschnitt getroffen erscheint, sieht man hier bereits den Ansatz u. a. dorsoventraler Muskulatur am vordersten Hüftrande. Die Pleuralleiste *lp* scheidet Episternum *pl1* vom Epimeron *pl2*. In morphologischer Hinsicht veranschaulicht diese Figur mit der folgenden 31 und der vorhergehenden 29 das Verhalten der Flügelduplikatur zu den Muskelkategorien und zu den morphologisch tergalen Anteilen des Chitinskelettes: Der Flügel *fl* — als in seiner Anlage intratergale Falte — tritt zwischen der medialen *dvm*- (*edvm* im Abdomen) und der lateralen *ldvm*-Dorsoventralmuskulatur an der Grenze zwischen eutergalem *t* und pleurotergalem *plt* Bezirk der tergalen Region auf. Unterhalb der Flügelduplikatur gehört das gesamte Ursprungsgebiet der *ldvm*-Muskulatur — *ldvm* 1—4 — in der thoracalen Seitenwand dem pleurotergalen Bezirke an. In diesem befindet sich auch der obere Teil der hier im Querschnitt getroffenen Pleuralleiste, deren in Textfig. 29 getroffener Teil dem eupleuralen Teil der thoracalen Seitenwand angehört (vgl. S. 791 ff., Taf. XXVIII und Bd. CI, Fig. 38, 41, 42, 47, 48). Das breite Ansatzgebiet lateraler Dorsoventralmuskeln *ldvm* im pleurotergalen Bezirk nimmt im Abdomen der laterale dorsale Längsmuskel *dlm5* ein; vgl. hierzu die Textfig. 22 u. 21, 12 u. 11. Den Unterschied zwischen »hochgelegener«, die Flügelbasis überspringender, d. h. beiderseits des Flügels ansetzender intratergaler Muskulatur des Thorax in dem im Abdomen vom *dlm5* eingenommenen pleurotergalen Bezirk und tergalpleuraler, nur unterhalb des Flügels angreifender unterbrochener Seitenmuskulatur anderseits veranschaulicht ein Vergleich des *pm9* mit dem *pm7* (67 m. 65). Letzterer entspringt — den abdominalen tergalpleuralen Seitenmuskeln entsprechend — ventral in der pleuralen Region der thoracalen Seitenwand unterhalb des Ursprungs der *ldvm*; vgl. Textfig. 29 u. 30. Der *pm9* hingegen entspringt ventral von einer Stelle innerhalb bzw. oberhalb des Ursprungsgebietes der lateralen Dorsoventralmuskulatur, vgl. Textfigur 30 u. 31. Das »tiefgelegene« mesothoracale Stigma tritt im weichfaltigen Teil der »Pleura« auf, über der Beinwurzel. Die vordersten Oenocytengruppen vergleiche man mit den Textfig. 27 u. 28. Ferner vergleiche man die Imago, 1905, S. 655, Textfig. 4 u. 5.

51) (1905: 40) Musculus metanoti quartus, *IIIdlm4*, intersegmentaler lateraler dorsaler Längsmuskel (vgl. Taf. XX, Fig. 10 u. 11, Textfig. 27, 28, 30). Er entspricht gleichfalls den in der Imago gemachten Beobachtungen.

Er entspringt als ziemlich kräftiger Muskel lateral hinter und lateral etwas neben der hinteren Dorsoventralmuskulatur, entfernt von dem etwa ebenso kräftigen vorigen, dem dritten Längsmuskel; er reicht etwa ebenso weit nach vorn wie dieser. Im weiteren Verlaufe vereinigt er sich bald mit ihm zu gemeinsamem Ansatz.

Vergleichung und Deutung.

Im Vergleich mit dem imaginalen Verhalten ist er hier im ersten Stadium relativ etwas kräftiger ausgebildet, doch ist dieser Unterschied zwischen den beiden Stadien hier nicht so groß, wie der Unterschied bei dem vorigen, dem dritten Längsmuskel. In seinem ganzen Verlauf besonders auch in seinem Verhalten zur medialen Dorsoventralmuskulatur gleicht dieser am meisten lateral gelegene Längsmuskel des Metanotum völlig dem vierten Längsmuskel der Abdominaltergite (3, 20, 35). Lateral von diesem Muskel bleibt ein schmaler Seitenbezirk muskelfrei, worauf jenseits einer schmalen Duplikatur des tergalen Seitenrandes die Ansatzstelle des dorsoventralen Seitenmuskels *IIIldvm2* (*IIIpm6*, 63) beginnt.

Ein dem fünften dorsalen Längsmuskel der Abdominalsegmente entsprechender Muskel als Vertreter der dortigen lateralen Gruppe ist im Metanotum nicht vorhanden.

Die Dorsoventralmuskulatur.

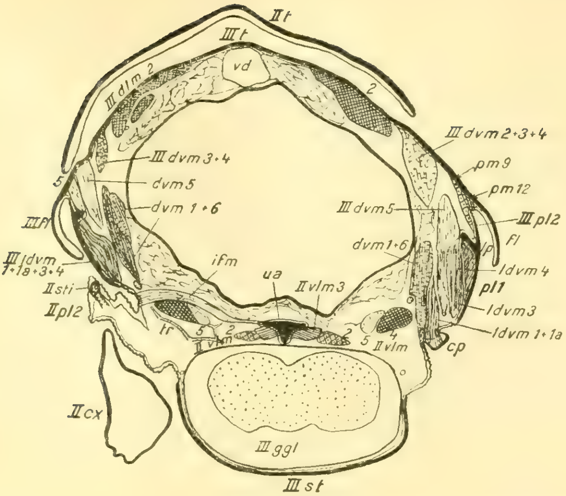
(Mittlere mediale innere echte Dorsoventralmuskeln.)

Intersegmentalmuskel.

52) (1905: 41) Musculus intersegmentalis dorsoventralis metathoracis, *IIIism*, intersegmentaler Dorsoventralmuskel (vgl. Taf. XXIf., Fig. 13—16).

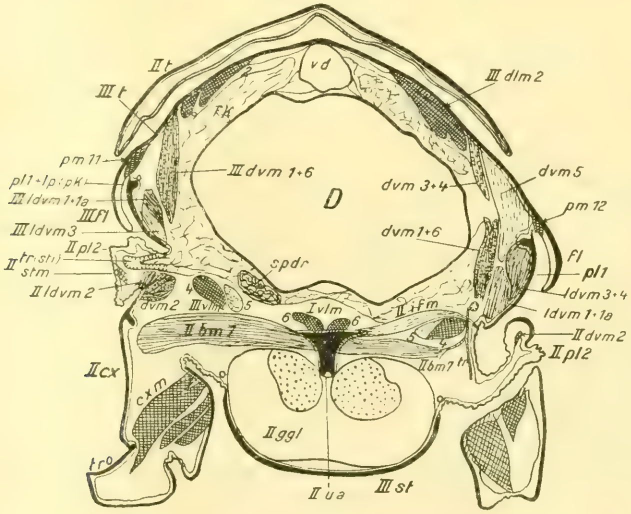
Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel.

Die tergale Ansatzstelle kann jedoch noch genauer dadurch bestimmt werden, daß er vor und lateral von dem inneren Dorsoventralmuskel des ersten Abdominalsegmentes *Ia edvm1 + 2* (37, 38), von ihm zwar getrennt, aber eng benachbart, ansetzt und somit auch einwärts des lateralen Längsmuskels *dlm5* (36) zu liegen kommt. Bei der im Gegensatz zur Imago freien intersegmentalen Beweglichkeit der Tergalplatten kann er als Rotator abdominis wirksam werden.


IIt
IIIt
vd
IIIdlm 2
2
IIIdvm 2+3+4
IIIdvm 3+4
pm 9
pm 12
5
dvm 5
IIIfl
dvm 1+6
IIIdvm 5
IIIpl2
fl
dvm 1+6
lp
IIIldvm 1+1a+3+4
ifm
ldvm 4
IIsti
ua
IIvlm 3
pl1
IIpl2
ldvm 3
tr
5
2
2
4
ldvm 1+1a
IIvlm
5
IIvlm
cp
IIcx
IIIggl
IIIst

Textfig. 31.

Mittlerer Bezirk des Metathorax im späten nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (78. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erläuterungen auf S. 606 ff u. 611.) Vgl. die Erläuterungen zur Textfig. 30. Über dem metathoracalen Ganglion im Metasternum tritt die unpaare Apophyse *ua* des Mesothorax auf und der Intersegmentalfaltenmuskel *ifm* (117) bezeichnet die hintere Grenze des Mesothorax. Das Epimeron ist nur in einem oberen, schmalen Teile getroffen. Der dorsale Längsmuskel *IIIdlm1* (48) — vgl. Fig. 4—6 der Frontalserie, Taf. XIX — ist nicht getroffen. Der mesotergale Hinterrand tritt auf. Man vergleiche diese und die folgende Figur mit dem Querschnitt durch die Imago 1905, Textfig. 8 u. 9, S. 657.


vd
IIt
IIIdlm 2
IIIt
fk
pm 11
pl1+lp:pk
IIIdvm 1+6
IIIldvm 1+1a
D
dvm 3+4
dvm 5
IIIfl
pm 12
IIIldvm 3
dvm 1+6
IIpl2
II tr:sti
stm
spdr
fl
pl1
IIldvm 2
ldvm 3+4
4
dvm 2
IIIvlm
5
Ivlm
II ifm
ldvm 1+1a
6
6
IIbm 1
5
4
IIdvm 2
IIpl2
IIbm 1
tr
IIcx
cxm
IIggl
tr
IIua
IIIst

Textfig. 32.

Mittlerer bis vorderer Bezirk des Metathorax im späten nachembryonalen Übergangszustand des Stadium 1. (75. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erläuterungen auf S. 606 ff u. 611.) Neben dem metathoracalen Ganglion treten große Partien des ventralen Mesothorax auf. Die Pleuralleiste *lp* ist nahe ihrem oberen Ende getroffen, welches, siehe auch die folgende Textfig. 33, in der Imago den Pleuralgelenkkopf des Flügels *pk* entwickelt; vgl. hier die intratergalen Muskeln. Man vergleiche diese und die vorige Figur mit der Imago 1905, Textfig. 8 u. 9, S. 657.

Segmentale Muskeln.

Da die Rückenplatten im Thorax den abdominalen Tergiten ähnliche, einfache, räumlich nicht weiter differenzierte Skeletstücke vorstellen, so unterscheiden sich die Ansatzstellen aller folgenden Muskeln von denen in der Imago durch den Mangel einer speziell kenntlichen Ansatzstelle: Sie setzen alle nebeneinander an der gleichförmigen Fläche des Tergits an.

1. Gruppe des vorderen Dorsoventralmuskels.

Alle diese Muskeln sind in der Serie Nr. 9, vgl. S. 613, Taf. XIXff, Fig. 7—21, 23 zu verfolgen.

53) (1905: 42) Musculus dorsoventralis primus metathoracis coxae, *IIIdvm1*, segmentaler vorderer Dorsoventralmuskel und

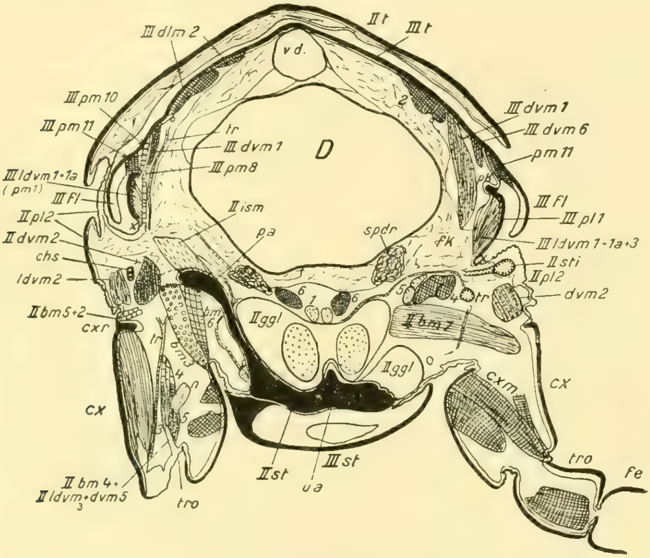
54) (1905: 47) Musculus dorsoventralis sextus metathoracis, *IIIdvm6*, segmentaler **vorderer** Dorsoventralmuskel entsprechen beide dem für das Imaginalstadium beschriebenen Verhalten, auch hinsichtlich der Anheftung an der Hüfte und an der langen Chitinsehne.

Während aber in der Imago ein ganz bedeutender Unterschied in den Größenverhältnissen beider besteht, indem der *dvm1* als indirekter Flugmuskel den *dvm6* um ein sehr vielfaches an Stärke übertrifft (vgl. 1905, Textfig. 11, S. 464), ist dieser Unterschied im ersten Stadium, wo der *dvm1* höchstens etwa dreimal so kräftig erscheint, als der *dvm6*, ein nur geringer (vgl. Fig. 11—13). Es bedürfte umfangreicher Messungen, zu entscheiden, ob diese Größenzunahme des *dvm1* gegenüber dem *dvm6* eine durchaus absolute ist oder ob der *dvm6* der Imago relativ gleich kräftig ist wie im Stadium 1 oder ob er sogar ein wenig abgenommen hat. Die oberen Ansatzstellen beider Muskeln sind voneinander ziemlich entfernt, wobei der *dvm6* in unmittelbarster Nähe des folgenden Muskels *dvm5* entspringt (vgl. Taf. XX, Fig. 9, 10).

55) (1905: 46) Musculus dorsoventralis quintus metathoracis trochanteris, *IIIdvm5*, segmentaler Dorsoventralmuskel des Trochanter.

Dem in der Imago beschriebenen Muskel völlig entsprechend, entspringt er im Tergit als am meisten seitlich gelegener Dorsoventralmuskel. Auffallend ist seine im Vergleich zur Imago besondere Nähe der tergalen Ursprungsstelle an jener des *dvm6*. Während er in der Imago dem ersten Dorsoventralmuskel *dvm1* an Stärke (im Querschnitt) erheblich nachsteht, ist dieser Unterschied im ersten Stadium kaum bemerkbar. Er erfährt bis zum Imaginalstadium, wo er in günstigerer

Stellung als der zugleich wirksame (1905, S. 395 oben) *dvm 6* als präscutaler Flugmuskel tätig wird eine Größenzunahme, die durch den Vergleich mit dem *dvm1* ersichtlich ist; dieselbe kann auch dann festgestellt werden, wenn angenommen wird, daß der *dvm6* etwas schwächer wird — was ich vermuten möchte (vgl. Taf. XX, Fig. 11 mit 1905, Textfig. 11, S. 477). Über seine Wirksamkeit als imaginaler Flügelmuskel vergleiche bei der Darstellung der Flügelmechanik 1905, S. 653, dritte Stufe der Flügelbewegung, erste Unterstufe.


III dlm 2
II t
III t
vd.
III pm 10
III pm 11
tr
III dvm 1
D
III pm8
III ldvm 1+1a
(pm1)
III Fl
II pl2
II dvm2
chs
ldvm2
II bm5+2
cxr
II ism
pa
spdr
fk
III dvm 1
III dvm 6
pm 11
III Fl
III pl 1
III ldvm 1+1a+3
II sti
II pl2
dvm2
2
6
1
6
5
4
tr
bm 6
II ggl
II bm 1
II ggl
tr
bm3
4
5
cx
II bm 4+
II ldvm3+dvm5
tro
II st
III st
ua
cxm
cx
tro
fe
x

Textfig. 33.

Vorderer Bezirk des tergalen Metathorax und hinterer Bezirk des ventralen Mesothorax im späten nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (73. Schnitt der Serie Nr. 7, kombiniert mit dem 72, vgl. S. 606ff u. 611.) In der weiter nach vorn gelegene Teile zeigenden linken Hälfte des Schnittes umschließt der Mesothorax bereits den gegen ihn eingezogenen Metathorax; bei *x* ist die Grenze beider Segmente gegeneinander bezeichnet. Auf beiden Seiten kommt die Muskelverteilung zum typischen Ausdruck: Unterhalb der Flügelduplikatur und in dieser selbst der pleurotergale Bezirk mit der unterhalb des Flügels ansetzenden lateralen Dorsoventralmuskulatur *ldvm* (hellrot) und oberhalb, medial vom Flügel der eutergale Bezirk mit der medialen Dorsoventralmuskulatur *dvm* (gelb), zwischen beiden, die Basis des Flügels überspringend, die intratergale Muskulatur *pm* (carminrot). Weiteres vergleiche bei den Erläuterungen zur Textfig. 30. Die vermutlich chordotonalen Stränge bei *chs* auch in den Textfig. 35 u. 36. Sternal neben Resten des Metasternum die mesothoracale Gabelapophyse *pa* mit der Wurzel der unpaaren Apophyse *ua* und deren Muskeln; vgl. die Ähnlichkeit dieser und der folgenden Figur 34 mit dem entsprechenden Bezirk im ventralen Metathorax auf den Textfig. 28 u. 29. Man vergleiche diese Figur mit dem Querschnitt durch die Imago 1905, Textfig. 10, S. 658 (besonders *pm10* u. *11* links; ferner Taf. XXIV, Fig. 23).

Dagegen muß es S. 469, Zeile 16 von unten heißen: nicht »der wirksamste«, sondern »ein wirksamer«.

2. Gruppe des hinteren Dorsoventralmuskels.

(Vgl. die Frontalschnittserie Nr. 9, Fig. 7—21.)

56) (1905: 43) Musculus dorsoventralis secundus metathoracis, *IIIdvm2,* segmentaler **hinterer** Dorsoventralmuskel und

57) (1905: 44) Musculus dorsoventralis tertius metathoracis, *IIIdvm3,* segmentaler Dorsoventralmuskel und

58) (1905: 45) Musculus dorsoventralis quartus metathoracis, *IIIdvm4,* segmentaler Dorsoventralmuskel.

Die Muskeln entsprechen durchaus den in der Imago beschriebenen Muskeln.

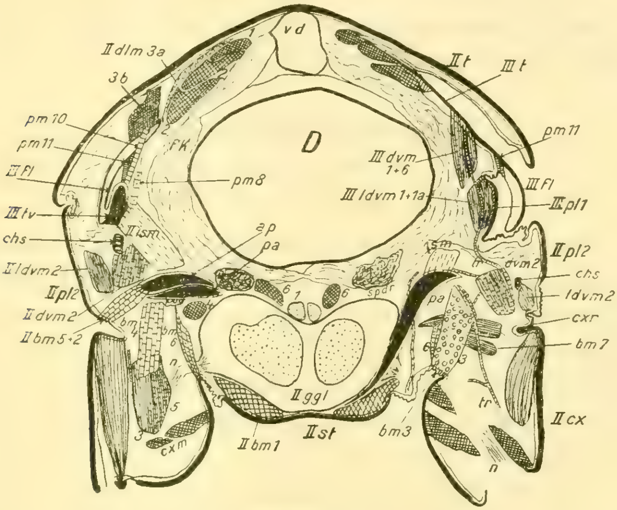
Der im ersten Stadium gleichfalls in eine Chitinsehne auslaufende zweite Muskel *dvm2,* das Gegenstück zum vorderen *dvm6* am Hinterrande der Hüfte, ist kräftiger als dieser, beinahe ebenso kräftig wie der vordere Dorsoventralmuskel *dvm1.* Seine Stellung zum *dvm3* und *dvm4* entspricht gleichfalls dem imaginalen Verhalten, indem er der lateralste dieser Muskeln ist (vgl. Taf. XX, Fig. 9 mit 1905, Textfig. 11, S. 464, in letzterer sind jedoch die Ziffern 2 und 4 zu vertauschen, indem die Abbildung damals nur als Situsbild gegeben und die Muskelgruppe ganz allgemein als Komplex bezeichnet wurde).

Der dritte und vierte Dorsoventralmuskel sind tergal nicht so scharf getrennt wie in der Imago, jedoch ist an der tergalen Ansatzstelle eine der imaginalen durchaus entsprechende Zweiteilung deutlich wahrnehmbar (vgl. Fig. 8). Als Flügelmuskeln bilden sie zusammen genommen den stärksten der Dorsoventralmuskeln im Stadium 1, indem sie den *dvm2* hier etwa um das Doppelte, in der Imago aber um ein sehr vielfaches des *dvm2* übertreffen und hierin nur noch vom seitlichen Dorsoventralmuskel *IIldvm2* (63, *pm6*) übertroffen werden.

Die Seitenmuskulatur, Pleuralmuskulatur.

Vorbemerkungen
betreffend die Änderungen in der Bezeichnungsweise gegenüber 1905.

Der Vergleich der imaginalen Seitenmuskulatur mit dem Befunde im ersten Stadium ergab infolge der neuen morphologischen Deutungen die Notwendigkeit, dementsprechende Änderungen in der Benennung und Bezeichnung eintreten zu lassen. Für die nunmehr als laterale Dorsoventralmuskeln *ldvm* zu bezeichnende Muskulatur wurde schon 1905 auf Grund der Befunde an der Imago durch indirekte Beweisführung der Charakter als morphologisch dorsoventrale Muskeln sicher gestellt. Jedoch wurde damals vorsichtshalber die zweite, für sie außerdem noch mögliche Deutung als »sternalpleurale« Seitenmuskeln durch eine Benennung ausgedrückt, welche den topographischen Verhältnissen gerecht wurde. Zur Vermeidung erheblicher, den Vergleich mit der 1905 gegebenen Darstellung noch mehr erschwerender Umbenennungen wird nunmehr die Zählung beibehalten mit Ausnahme: *ldvm2* statt *pm6* und *ldvm1a* statt *pm2*, so daß also die Zählung für die dorsoventralen und unterbrochenen Seitenmuskeln durchgeht. Somit ist eine mit dem Abdomen im Einklang stehende Bezeichnung der dorsoventralen Seitenmuskulatur erzielt. Wenn hingegen die Zählung innerhalb dieser Seitenmuskulatur im Thorax nicht mit der im Abdomen vergleichbar ist, so entspricht dies der Unmöglichkeit, die abdominalen unterbrochenen Seitenmuskeln mit denen im Thorax im speziellen zu homologisieren, wenngleich diese Möglichkeit für die


vd
1
II dlm 3a
3b
2
pm 10
pm 11
III Fl
III tv
chs
II ldvm2
II pl2
II dvm2
II bm 5+2
FK
D
pm8
II ism
ap
pa
6
1
6
spdr
bm 4
bm 6
n
5
3
cxm
II ggl
II st
II bm1
bm3
II t
III t
pm 11
III dvm 1+6
III ldvm 1+1a
III Fl
III pl1
ism
tr
II pl2
dvm2
chs
ldvm2
cxr
bm7
pa
6
3
tr
II cx
n

Textfig. 34.

Tergaler Intersegmentalbezirk zwischen Metathorax und Mesothorax und hinterer Bezirk des Mesothorax im späten Übergangszustande des Stadium 1. (71. Schnitt der Serie 7, vgl. die Erläuterungen auf S. 606ff. u. 611.) Der Schnitt veranschaulicht mit folgender Fig. 35 das Zusammentreffen der mesothoracalen Gabelapophyse *pa* mit dem pleuralen Apodem *ap* und den entsprechenden Beinmuskeln; der intersegmentale Dorsoventralmuskel *IIism* (86) bezeichnet nach vorn die Grenze des metathoracalen Raumes. Ferner stellt der Schnitt mit dem vorhergehenden und folgenden die komplizierten Beziehungen der Präsegmentallamelle *tv* zum Metanotum und zur intratergalen Muskulatur dar, vergleiche auch die Erläuterungen zur Textfig. 33. Die mesotergale Längsmuskulatur *dlm* setzt hinten an der Intersegmentalfalte bzw. an der Präsegmentallamelle an. Die metapleurale Leiste *lp* ist nicht getroffen. Man vergleiche diese, die vorige und die folgende Figur mit dem Querschnitt durch die Imago 1905, Textfig. 11, S. 659 (besonders links).

thoracalen sternalpleuralen und den tergalpleuralen *pm7* immerhin im allgemeinen zulässig erscheint. Die neuen Ziffern der von den Änderungen betroffenen Muskeln sind derartig gewählt, daß eine Änderung in der Zählung der nicht betroffenen Muskeln nicht eintritt. Es wird demnach zwischen dorsoventraler und unterbrochener — letztere als sternalpleurale und tergalpleurale — unterschieden. Die dorsalen Ursprungsstellen weichen gemäß der veränderten vereinfachten Verhältnisse im Chitinskelet des ersten Stadiums von denen in der Imago ab: Die Muskeln entspringen oben sämtlich an der einfach und gleichmäßig chitinisierten thoracalen Seitenwand.

Dorsoventrale Seitenmuskeln.

(Seitliche Dorsoventralmuskeln.)

(Vgl. Taf. XXf, Fig. 9—21; Taf. XXIV, Fig. 23.)

1. Gruppe des vorderen episternalen Seitenmuskels.

59) (1905: 48) Musculus dorsoventralis lateralis primus metathoracis, *IIIldvm1*, segmentaler episternaler dorsoventraler Seitenmuskel = *IIIpm1*, segmentaler episternaler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago (Figuren vgl. bei Nr. 60).

Er gleicht dem in der Imago beobachteten Muskel, auch in der relativen Stärke.

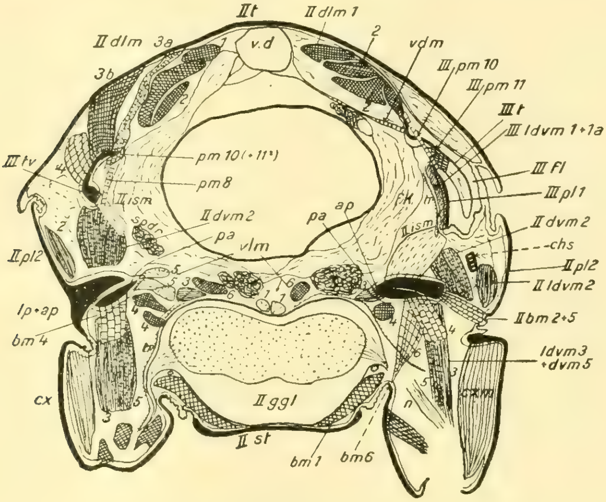
60) (1905: 49) Musculus dorsoventralis lateralis primus metathoracis, *IIIldvm1a*, segmentaler episternaler dorsoventraler Seitenmuskel = *IIIpm2*, segmentaler episternaler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago (vgl. 1905, Textfig. 11 u. 13, S. 464 u. 466, besonders mit Taf. XXIf, Fig. 11—14 u. 17*b*).

Die Bezeichnung dieses Muskels ist gegenüber allen übrigen Dorsoventralmuskeln nicht konsequent, indem ein derartig isoliert auftretender Muskel eine eigne Ziffer erhalten sollte; da aber *»ldvm2«* notwendigerweise an *pm6* vergeben werden mußte und ein Tausch zur Vermeidung von Verwechslungen mit der 1905 gegebenen Darstellung nicht angängig erschien, möge die Ziffer 1*a* nun seine nahe Verwandtschaft mit dem vorigen Muskel ausdrücken.

Der dem vorigen in seiner oberen Strecke sehr eng benachbarte Muskel, entspricht im übrigen den in der Imago gemachten Beobachtungen: In beiden Stadien setzt er als innerer Muskel am höchsten in der seitlichen Wand des Thorax an; nur ist er relativ bedeutend schwächer als in der Imago, indem er, zwar erheblich — etwa dreifach — stärker als der vorige, dem Dorsoventralmuskel *IIIdvm5* (55) nicht ganz gleich kommt und dem *ldvm4* beträchtlich nachsteht. Die auch in der Imago beobachtete Zweiteiligkeit ist im ersten Stadium schärfer ausgeprägt, besonders ventralwärts.

61) (1905: 50) Musculus dorsoventralis lateralis tertius metathoracis trochanteris, *IIIldvm3*, segmentaler episternaler dorsoventraler Seitenmuskel des Trochanter = *IIIpm3*, segmentaler episternaler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago.

Er entspricht den in der Imago gemachten Beobachtungen.


IIt
IIdlm 1
2
vdm
IIIpm 10
IIIpm 11
IIIt
IIIldvm 1+1a
IIIfl
IIIpl1
IIdvm2
chs
IIpl2
IIldvm2
IIbm 2+5
ldvm3 +dvm5
cxm
n
bm6
bm1
IIst
IIggl
cx
bm4
lp+ap
IIpl2
IIItv
IIdlm 3a
3b
v.d
pm 10(+11')
pm8
IIism
IIdvm2
pa
vlm
ap
pa
f.k.
IIism

Textfig. 35.

Hinterer Bezirk des Mesothorax mit tergalem Intersegmentalbezirk zum Metathorax im späten Übergangszustande des Stadium 1. (69. Schnitt der Serie Nr. 7. kombiniert mit dem 70., vgl. Erläuterungen auf S. 606ff, 611.) Hierzu gelten die Erläuterungen zu den vorigen Fig. 34 u. 33. Man beachte besonders die Entwicklung der dorsalen Längsmuskulatur und ihr Verhalten zur Intersegmentalfalte; ferner den Muskel des Rückengefäßes *vdm* und die reichliche Entfaltung der prothoracalen ventralen Längsmuskeln, besonders des *Ivlm4* + *5* (Bd. CI, S. 478). Man vergleiche diese und die beiden vorhergehenden Figuren mit der Imago 1905, Textfig. 11, S. 659.

Der in seiner mittleren Strecke dem vorigen Muskel *ldvm1a* eng anliegende Muskel — ob ein Faseraustausch stattfindet, konnte trotz der mikroskopischen Untersuchung nicht nachgewiesen werden — zeigt abweichend von der Imago dorsal einen gewissen Gegensatz zum *ldvm1* und *1a*, indem er viel weiter entfernt von ihnen dicht über dem folgenden Seitenmuskel *ldvm4* und mit einem Teil der Fasern an der Pleurallamelle entspringt. Er muß also im Zusammenhange mit den Veränderungen im Chitinskelet am oberen Episternalende eine Lageveränderung in der Imago erfahren haben

(1905, Taf. XV, Fig. 5). Die größere Entfernung von *ldvm1* und *1a* beruht wohl darauf, daß *ldvm1a* hier noch nicht so stark entwickelt ist, wie in der Imago.

Hinsichtlich seiner Stärke, die der des *ldvm1* etwa gleich ist wie in der Imago, steht er im ersten Stadium dem *dvm5* und dem *ldvm1a* nur ungefähr um etwas mehr als die Hälfte nach.

Dieser Muskel wurde 1905 als ein unwesentlicher Flugmuskel beschrieben (vgl. 1905, S. 385) und im mechanischen Teil bei der dritten Stufe der Flügelbewegung (2: Unterstufe, S. 659) mit den übrigen Muskeln *ldvm1* (= *pm1*) und *ldvm1a* (= *pm2*) zusammen genannt, da sich nicht näher feststellen ließ, ob er überhaupt noch etwa für den Flug in Betracht kommt. Die sich hierauf beziehende Stelle S. 469 (Zeile 16 von unten) ist hinsichtlich des *ldvm3* (*pm3*) zu verbessern in »ein mitwirkender« statt »der wirksamste«; eine Feststellung, die das Ergebnis des Vergleichs mit dem ersten Stadium ist.

62) (1905: 51) Musculus dorsoventralis lateralis quartus metathoracis coxae, *ldvm4*, segmentaler episternaler **vorderer** dorsoventraler Seitenmuskel = *IIIpm4*, segmentaler sternalpleuraler episternaler Seitenmuskel in der Imago.

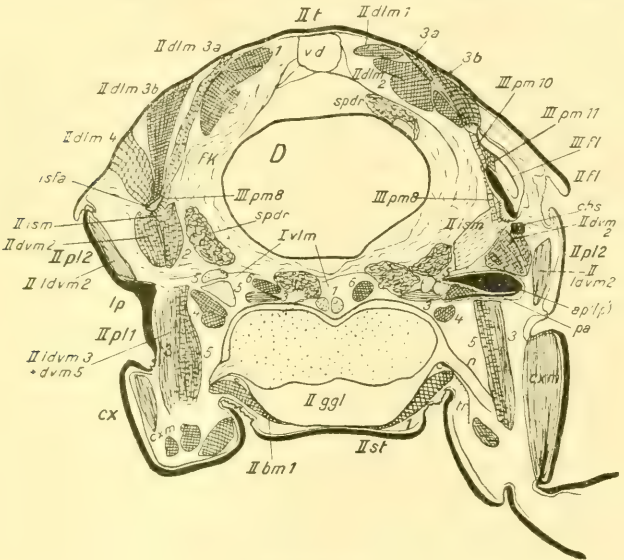
Da dieser Muskel, im Vergleich mit dem ersten Stadium eine besondere Betrachtung erfordert, so müssen die Angaben von 1905 genauer ergänzt werden.

Nachtrag zu der Imago.

Die Gestalt des Muskels mit dorsalwärts breit auseinander tretenden Fasern ist derart, daß eine hintere dicke Fasermasse dem spitzwinklig-tiefen Raume zwischen Pleurallamelle und Episternum eingelagert ist; innerhalb dieser Fasermasse nehmen die hinteren Fasern, indem sie nacheinander an der Pleurallamelle aufsteigen, ihren Ursprung in solcher Weise, daß sie anfangs um fast die Hälfte kürzer sind als die vorderen, allmählich aber länger werden und schließlich auf das Episternum übertreten, um hoch im oberen Drittel desselben unterhalb der vorigen Muskeln *ldvm1—3* zu entspringen, wobei sie aber durch einen beträchtlichen Zwischenraum von ihnen getrennt bleiben.

Dieser hinteren Fasermasse schließt sich vorn eine vordere, breitere und mehr platte Fasermasse eng an, deren längste Fasern zugleich mit den Fasern der vorigen Teilmasse entspringen. Indem sodann die Fasern nach vorn zu in steil absteigender langer Ansatzlinie immer kürzer werden, erreicht der Muskel den Vorderrand des Episternum etwa in dessen Mitte und endet also hier mit etwa um ein Drittel verkürzten Fasern. Er endet also höher als der hintere Teilmuskel und sehr entfernt von den am höchsten hinaufreichenden Fasern des Muskels *pm5* (64, vgl. hierzu die Taf. XXI, Fig. 13 mit 1905, Textfig. 11, S. 464 und Textfig. 13, S. 466).

Diese Zweiteiligkeit der Gesamtmasse des Muskels tritt auf Schnitten einigermaßen deutlich hervor, ist aber bei freihändiger Präparation schwerer nachzuweisen; sie kann als Zeichen einer mechanischen Sonderung infolge zwei verschieden gerichteter Teilkräfte des Muskels aufgefaßt werden.


II t
II dlm 1
3a
II dlm 3a
1
vd
3b
II dlm 3b
II dlm 2
spdr
III pm 10
III pm 11
2
II dlm 4
fK
D
III fl
II fl
isfa
III pm8
III pm8
c.hs
II ism
spdr
II ism
II dvm 2
II dvm2
I vlm
II pl2
II pl2
2
5
5
6
1
6
II
II ldvm2
ldvm2
lp
4
3
4
ap'(p)
pa
II pl1
5
5
3
II ldvm 3
+ dvm5
n
cxm
II ggl
tr
cx
cxm
1
II st
II bm1

Textfig. 36.

Hinterer Bezirk des Mesothorax mit tergalem Intersegmentalbezirk zum Metathorax im späten Übergangszustande des Stadium 1. (68. Schnitt, kombiniert mit dem 67. der Serie Nr. 7, vgl. S. 606ff u. 611.) Hierzu die Erläuterungen zu den Textfiguren 35 bis 33. Man beachte hier die rechts sich wiederholenden Ansatzverhältnisse der intratergalen Muskulatur an der Intersegmentalfalte und an der Präsegmentallamelle die Entwicklung des Fettkörpers und den Austritt der Beinnerven aus dem Mesothoracal-Ganglion. Die photographische Wiedergabe des Schnittes Taf. XXVI, Fig. 33, gibt eine Andeutung der histologischen Verhältnisse und der Art der Schematisierung bei der Darstellung der vorliegenden Querschnittserien. Weiter nach vorn zu wiederholen sich die im Metathorax dargestellten Verhältnisse. Dem Darme benachbart oder angelagert treten im Fettkörper eingebettete Teile der Speicheldrüsen *spdr* auf, deren Verlauf weit nach vorn im Zusammenhang mit den Ausführungsgängen und dem Sammelbehälter, Reservoir *sr* der Drüse zu verfolgen ist, bis zu ihrer Einmündungsstelle in die Unterlippe (Textfig. 44). Man vergleiche hierzu Heymons 1895, S. 52, Abschnitt V und Taf. XII, Fig. 91.

Der Muskel im Stadium 1.

Er entspricht im allgemeinen völlig den in der Imago gemachten Beobachtungen; auch scheint er von gleicher relativer Stärke zu sein, so daß er im ersten Stadium, wo der Seitenmuskel *ldvm1a* (60) nur schwach ausgebildet ist, sämtliche dorsoventralen Flankenmuskeln auch den *ldvm2* (*pm6*) an Stärke erheblich übertrifft.

Ein erheblicher Unterschied besteht jedoch darin, daß die in der Imago einheitlichen Teilfasermassen in ihrer Ursprungsstelle entfernt und in ihrer Anfangsstrecke völlig gesondert auftreten. Der Muskel besteht demnach hier aus zwei Teilmuskeln mit den Merkmalen der für die Imago beschriebenen Teilfasermassen (vgl. 1905, Textfig. 11, S. 464 mit Taf. XXI, Fig. 13). Hinsichtlich der topographischen Anordnung ist es besonders auffällig, daß hiermit zugleich der vordere, am Ursprungsort sehr platte und sehr breite Teilmuskel *IIIldvm4a* in nähere Lagebeziehung zu *ldvm1* und *1a* tritt, während im Gegensatz dazu für den hinteren quer ovalen Teilmuskel *IIIldvm4b* weiter oben die enge Beziehung zum *IIIldvm3* (vgl. Nr. 61, Fig. 13 auch die schematische Darstellung Taf. XXVIII, Fig. 38) hervortritt.

2. Der hintere epimerale Seitenmuskel.

63) (1905: 53) Musculus dorsoventralis lateralis secundus metathoracis, *IIIldvm2*, segmentaler epimeraler **hinterer** dorsoventraler Seitenmuskel = *IIIpm6*, M. lateralis sextus, segmentaler epimeraler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago.

Der Muskel mußte, den im Abdomen vorliegenden Verhältnissen und seiner Nebenordnung zum hinteren medialen Dorsoventralmuskel *IIIdvm2* entsprechend, umbenannt werden.

Er entspricht unter Berücksichtigung der tergal im Skelet vorliegenden vereinfachten Bedingungen den bei der Imago gemachten Beobachtungen. Er entspringt an der thoracalen Seitenwand, indem er ganz dicht unter der tergalen Seitenduplikatur beginnt. Von der Imago weicht er ab durch seine geringere Stärke, die etwa der des hinteren Teilmuskels *ldvm4* und ziemlich genau der des *IIIdvm5* (55) entspricht. In der Imago (vgl. 1905, S. 464, Textfig. 11 mit Taf. XXI, Fig. 13, 14) erfährt er also eine sehr erhebliche Massenzunahme, wodurch er sich gleichfalls als sehr wirksamer Flügelmuskel ausweist. Da er auch im ersten Stadium von typischem Bau ist, ist er als wirksamer Beinmuskel aufzufassen. Diese Funktion wird ja nach den in der Imago gemachten Beobachtungen mit dem Auftreten der Flügel eingeschränkt. Auch der Vergleich mit dem hinteren Seitenmuskel *ldvm2* im Mesothorax (99), welcher seinen mechanischen Aufgaben entsprechend (Verstärkung der nach hinten gerichteten Beinbewegung auch im Seitenbezirk) stärker ausgebildet ist, kann als Beweis dafür gelten, daß diese Muskeln im ersten Stadium wirklich funktionieren; es soll dies hier im Hinblick auf die S. 639, 797ff angeschnittenen Fragen kinematischer Natur ausdrücklich hervorgehoben sein.

Unterbrochene Seitenmuskeln.

Sternalpleuraler Seitenmuskel.

64) (1905: 52) Musculus lateralis quintus metathoracis, *IIIpm5*, segmentaler episternaler vorderer sternalpleuraler Seitenmuskel (vgl. Taf, XXIIf, Fig. 15—20).

Auch für diesen Muskel müssen zum Zwecke des Vergleichs mit dem ersten Stadium die für die Imago beschriebenen und gültigen Tatsachen durch genauere Einzelheiten ergänzt werden.

Infolge der Vertauschung von Satzteilen hat sich in der 1905 gegebenen Darstellung auf S. 386 eine redaktionelle Ungenauigkeit im Text eingeschlichen. Es muß dort heißen: b) Ein vorderes längeres Bündel vereinigt sich mit dem *IIIpm2* . . . a) Das kürzere hintere . . . setzt an zugleich mit *IIpm4* . . .

Nachtrag zu der Imago.

Der Muskel besteht aus drei Teilmuskeln.

a. In dem platten hinteren Teilmuskel *pm5a* kann man zwei wenig ausgeprägte Fasergruppen unterscheiden: Die hintere Teilgruppe entspringt zum Teil hinter dem Querleistchen und vereinigt sich am Hüftrand mit dem Seitenmuskel *ldvm4b* (62, *pm4*) zu völlig gemeinsamen Ansatz; der hintere, vom Querleistchen ausgehende Teil greift, wie beschrieben, allmählich auf den hinteren Rand und die Fläche des Trochantin (*cp*), also oberhalb des *ldvm4a* + *b*, und auf die Ansatzfalte des Seitenmuskels *ldvm1a* (60, *pm2*) über.

b. Der besonders kräftige und längere, breitere, vordere Teilmuskel muß jetzt als mittlerer *pm5b* bezeichnet werden. Er entspringt oberhalb vom vorigen und zum Teil vor ihm in langer, schräg von vorn und oben nach hinten und unten verlaufender, nicht besonders ausgezeichneter Ansatzlinie, welche weder den Vorderrand noch den Hinterrand des Episternum erreicht. Die längeren vorderen Fasern liegen teilweise über, d. h. einwärts neben dem folgenden Teilmuskel, die kurzen hinteren Fasern in gleicher Weise noch über dem vorigen, dem hinteren Teilmuskel.

c. Ein gleichfalls sehr platter, aber wieder schwacher dritter Teilmuskel *pm5c* tritt mit einer vorderen, schmaleren und längeren Fasergruppe unmittelbar neben und vor dem vorigen Teilmuskel *5b* als dessen Fortsetzung nach vorn auf, während seine breitere und kürzere hintere Teilfasergruppe — an der Ursprungsstelle scharf abgestuft und der vorderen Fasergruppe dicht angeschlossen — unter, d. h. auswärts neben dem vorigen Teilmuskel *pm5b* verläuft. Er setzt an nahe am vorderen Seitenrande des Trochantin neben dem dorsoventralen Seitenmuskel *ldvm1* (59, *pm1*), indem er dort die Hautfalte zwischen Trochantin und der Unterkante des Episternum reguliert (vgl. Fig. 18f, Textfig. 30, S. 715).

Verhalten im ersten Stadium.

Er entspricht völlig den für die Imago beschriebenen Tatsachen.

Tergalpleurale Seitenmuskeln.

65) (1905: 54) Musculus lateralis septimus metathoracis, *IIIpm7*, segmentaler epimeraler echter tergalpleuraler Seitenmuskel, in der Imago 1905 als »intrapleural« bezeichnet (vgl. Taf. XXI, Fig. 12 u. 13).

Er entspricht durchaus den in der Imago beschriebenen Tatsachen und ist schwächer als dort, vgl. Textfig. 29 mit 1905, S. 654, Textfig. 2 u. 3.

Indem er etwas höher hinaufreicht, als der laterale Dorsoventralmuskel *ldvm2* setzt er nicht an fest chitinisiertem Bezirke (vgl. den Ursprung des *ldvm2*, 63), sondern in dicker, stark gefalteter Chitinhaut an und im Beginne der basalen Lamelle der tergalen Seitenduplikatur (vgl. Textfig. 29 u. 30).

Ein Vergleich dieser auf *ldvm2* und *pm7* bezüglichen Tatsachen gibt wiederum einen Hinweis auf die Notwendigkeit einer kinematischen Auffassungsweise für die Ausgestaltungen im Chitinskelet: Obwohl beide Muskeln am oberen Ende in einem morphologisch tergalen Bezirke entspringen (vgl. die Seitenmuskeln *ldvm* und tergalpleuralen *pm* im Abdomen), endet dort im Stadium 1 der für die Flügel speziell in Betracht zu ziehende *pm7* in weicher und faltiger Chitinhaut, im Gegensatz zu dem tiefer und an einer festen Chitinplatte entspringenden *ldvm2*. Denn da letzterer als Beinmuskel funktioniert, bedarf er eines Punctum fixum am oberen Ende und so tritt der gesamte thoracale Seitenbezirk — mit festem Anschluß an die als Widerlager gegen das Hüftgelenk auftretende Pleuralleiste — als eine einzige feste Seitenplatte in Erscheinung, völlig kontinuierlich und unbekümmert darum, ob morphologisch tergale und pleurale Anteile dadurch zu einer chitinösen Einheit verschmelzen. In der Imago löst sich aus dieser einheitlichen Platte in Beziehung zu andern kinematischen Bedingungen die Pleuralgelenkplatte des Flügels heraus, im Zusammenhang mit dem *ldvm2*, der alsdann hauptsächlich als Flügelmuskel wirksam wird. Diese Tatsachen sind von Bedeutung für die Beurteilung des vierten dorsoventralen Seitenmuskels *ldvm4* (62).

66) (1905: 55) Musculus lateralis octavus metathoracis, *IIIpm8*, segmentaler episternaler echter tergalpleuraler Seitenmuskel (vgl. Taf. XX, Fig. 8—11, Taf. XXIV, Fig. 23).

Der schwache Muskel entspricht durchaus dem für das Imaginalstadium beschriebenen, doch ist er etwas schwächer als in diesem. Er besteht aus zwei Fibrillenbündeln, Fasern, welche aber erst in der unteren Strecke des Muskels bestimmt gesondert auftreten, und von denen die hintere Faser höher an dem episternalen Vorderrande ansetzt, als die vordere. Auch hier entspringt der Muskel distal an der Präsegmentallamelle gegenüber dem *IIdlm3 + 4* (84, 85). Er verläuft hinter bzw. medial von einer ihn auf seiner ganzen Strecke begleitenden Trachee.

67) (1905: 56) Musculus lateralis nonus metathoracis, *IIIpm9*, segmentaler »epimeraler« intratergaler, (1905: »tergalpleuraler«), Seitenmuskel (vgl. XXf, Fig. 10—13).

Er entspricht mit Berücksichtigung der im Stadium 1 an der Stelle des tergalen Ansatzes herrschenden, veränderten Bedingungen völlig den bei dem Imaginalstadium gemachten Beobachtungen.

Er entspringt wie in der Imago an der Hinterfläche der Pleuralleiste — etwas über der Höhenlinie des unteren Ansatzes des *pm7* (65) — und setzt an der gleichförmig gebildeten tergalen Platte sehr dicht vor dem Ursprung des *IIIdlm4* (51), entfernt lateral neben dem *IIIdvm2* (56), entfernt lateral und zum großen Teil hinter dem *IIIdvm3 + 4* (57, 58) an. Anfangs kräftiger als *III dvm6* (54) ist er etwa ebenso kräftig wie *IIIdvm2*, dem er aber in der Imago an Stärke nachsteht. Er erscheint in der Imago überhaupt relativ schwächer ausgebildet.

Seine Lagebeziehungen im Bereich des tergalen Ansatzes im Stadium 1 entsprechen denen in der Imago, jedoch setzt er in der Imago beträchtlich weiter entfernt vor dem zweiten Dorsoventralmuskel *dvm2* und dem *dlm4* (51) an.

Hierdurch kommt in der Imago die räumliche Sonderung des auch in der Umgrenzung unterschiedenen intersegmentalen Bezirks des Tergits (vgl. 1904, Taf. XV, Fig. 9) von dem der Flügelbewegung dienenden Teile gegenüber dem Stadium 1 zum Ausdruck. Auch verlaufen die Muskeln hier im Seitenbezirk des Stadium 1 nicht so gedrängt, wie in der Imago.

68) (1905 : 57) Musculus lateralis decimus metathoracis, *IIIpm10*, segmentaler episternaler intratergaler, (1905: »tergalpleuraler«), Seitenmuskel (Taf. XX, Fig. 8 u. 9; Taf. XXIV, Fig. 23).

Er entspricht dem in der Imago gefundenen Muskel.

Die für den Ansatz am episternalen Vorderrand des Episternum in der Imago beschriebenen Einzelheiten treffen in Ermangelung einer Differenzierung des oberen Episternalendes hier nicht zu.

Er beginnt spitz an der oberen Vorderecke des Episternum, über dem *IIIldvm1* (59), dicht vor und über dem *IIIldvm1a* (60), verläuft sich schnell verbreiternd bei rundlichem Querschnitt, also als kegelförmiger Muskel, medialtergalwärts an das vor dem *IIIdvm1* befindliche Basalende der Präsegmentallamelle; hier setzt er ein wenig entfernt vor dem *IIIdvm1* an, medial entfernt auch vom *IIism* wie in der Imago (vgl. Textfig. 33, 34).

Gegenüber der Imago ist er hier äußerst kräftig entwickelt. Die Größe seines tergalen Querschnittes beträgt etwa die Hälfte des *IIIdvm1* (53) und ist etwa gleich des des *dvm6* (54).

69) (1905 : 58) Musculus lateralis undecimus metathoracis, *IIIpm11*, segmentaler epimeral-episternaler intratergaler, (1905: »tergalpleuraler«), Seitenmuskel (Taf. XX, Fig. 9 u. 10; Fig. 23).

Der allgemeine Befund entspricht dem in der Imago.

Nach Maßgabe der im Ursprungsbezirk und an der Ansatzstelle vorliegenden, im Vergleich zu der Imago einfachen Verhältnisse bestehen Abweichungen. Der Muskel entspringt nicht wie in der Imago an, sondern hinter der Pleuralleiste am oberen Rande der epimeralen thoracalen Seitenwand dort, wo dieselbe nach außen umbiegt und in die untere Lamelle der Duplikatur des tergalen »Seitenrandes« übergeht, dicht oberhalb vom folgenden. In Anbetracht der im ersten Stadium gegenüber der Imago verschobenen Lageverhältnisse der tergalen Ansatzstellen der *dvm* in ihrem Verhältnisse zum oberen Ende der Pleurallamelle — letztere endet ganz vorn gegen den Vorderrand des Tergits hin, entfernt vor den Ansatzstellen der vorderen Dorsoventralmuskeln *dvm6* und *1* (53 u. 54) — verläuft er medialwärts nach oben und etwas nach hinten — nicht wie in der Imago nach vorn — an die Fläche des Tergits. Er setzt dort an, lateral entfernt vor dem vorderen Dorsoventralmuskel *dvm1* (53) und von ihm mehr als doppelt so weit entfernt als von *dvm6* (54), von dem er nur wenig entfernt ansetzt. Er ist weiter von *dvm1* entfernt, als von diesem der intratergale Muskel *pm10* (68), vgl. hierzu 1904, Taf. XV, Fig. 9. Diese Angaben mögen im Vergleich mit der Imago genügen zur Feststellung der Tatsache, daß die Lagebeziehungen auch dieser speziellen Flügelmuskeln die gleichen sind wie in der Imago, mit dem Unterschiede, daß die Gesamtlage des Tergits in seiner Beziehung auf das obere Ende der Pleurallamelle in der Imago gegenüber dem Stadium 1 nach vorn verschoben ist. Obwohl der Muskel im vorderen Teile des Tergits (dem episternal bezogenen) ansetzt, muß er doch infolge seines deutlich epimeralen Ursprungs im ersten Stadium als eigentlich epimeraler Muskel gelten. Jedenfalls nimmt er eine vermittelnde Stellung hierin ein (vgl. Textfig. 32—35).

In der Stärke gleicht er im ersten Stadium fast dem vorderen Dorsoventralmuskel *dvm6* (im Querschnitt), was für die Imago gleichfalls zutrifft.

Seine Funktion ist folgende: Indem er die basalen Lamellen der Flügelanlage miteinander verbindet, scheint er geeignet zu sein, die Stetigkeit dieser Duplikatur, z. B. bei Häutungen, zu sichern.

70) (1905: 59) Musculus lateralis duodecimus metathoracis, *IIIpm12*, segmentaler epimeraler intratergaler, (1905: »tergalpleuraler«), Seitenmuskel (vgl. Taf. XX, Fig. 10 u. 11).

Er entspricht im allgemeinen den bei der Imago gemachten Beobachtungen. Im einzelnen weicht er, im Zusammenhang mit dem undifferenzierten Skelet in seinem Ansatzbezirk, folgendermaßen ab:

Er entspringt in relativ langer Ansatzlinie hinter dem vorigen Muskel *pm11* am oberen Rande der epimeralen thoracalen Seitenwand, dort wo dieselbe aufhört, d. h. umbiegt und sich in die untere Lamelle der Duplikatur des tergalen »Seitenrandes« fortsetzt. Er beginnt also entfernt von der Pleuralleiste — nicht an ihr wie in der Imago —, verläuft nach hinten und oben an die Fläche der Tergalplatte und setzt dort in einer der unteren Ansatzlinie entsprechenden Weise an. Diese Ansatzstelle befindet sich wenig entfernt lateral neben dem *pm9*, ebenso nur wenig entfernt vor dem Vorderende des vierten Längsmuskels *III dlm 4* (51), der ja lateral neben dem *pm 9* vorgreift.

Bei einem Vergleich der Lagebeziehungen der tergalen Ansatzstelle ist zu beobachten, daß er auch in der Imago entfernt, aber neben dem *pm9* (vgl. 1904, Taf. XV, Fig. 8*b* und 9 mit Fig. 3), jedoch viel weiter entfernt vom *dlm4* ansetzt, so daß die unter *pm9* (67) beschriebene räumliche Sonderung auch hierdurch hervortritt.

Seine Stärke ist ungefähr relativ gleich der in der Imago.

Nachtrag zu der Imago.

71) Musculus lateralis duodecimus a metathoracis, *III pm12a*, segmentaler epimeraler, (1905: »tergalpleuraler«), intratergaler Seitenmuskel.

Dieser Muskel wurde in der Imago gefunden gelegentlich einer Untersuchung, welche andern Muskeln galt. Obgleich er an der Stelle des tergalen Ansatzes bereits abgelöst war, war es möglich diese Stelle infolge der noch ungestörten Kontinuität der betreffenden Chitinteile und infolge eines tergal stehengebliebenen Muskelrestes ausreichend anzugeben. Demnach entspringt der schwache lange Muskel als erheblich schwächerer Begleitmuskel des vorigen *pm12* (70) medial neben ihm am Pleuralgelenkkopf, verläuft schräg nach oben und hinten, wo er tergal hinter der Endspitze der mittleren Tergalgelenkplatte *a2* (vgl. 1904, Taf. XV, Fig. 9) zwischen dieser und der hinteren Tergalgelenkplatte *a3* an einer vertieften, ligamentartig aussehenden Falte ansetzt (vgl. 1904, S. 326). Diese Falte kommt von der hinteren Ecke des Chitinvorsprungs am tergalen Seitenrande — der Stütze der hinteren Tergalgelenkplatte *a3* — und verbindet somit diese beiden Skeletstücke mit dem Hinterrande der mittleren Tergalgelenkplatte *a2*. Sie wurde 1904 nicht besonders beschrieben.

Ob dieser Muskel auch linksseitig vorkam, konnte leider nicht mehr festgestellt werden. Auch einen zweiten Fall seines Vorkommens gelang es trotz mehrfacher Nachuntersuchung nicht nachzuweisen. Der Muskel reguliert anscheinend die betreffende tergale Falte. Er entspricht unter veränderten Bedingungen dem *IIpm13* (107) und mag mit ihm homologisiert werden können.

Dieser vereinzelte Fall ist im Vergleich mit dem Befunde am Stadium 1 von Interesse, da er unmittelbar vor Augen führt, wie aus einer undifferenzierten Muskelmasse, wie sie der *pm12* im ersten Stadium darstellt, heraus in verschiedener Richtung eine Zerlegung erfolgen kann: Ein Teil der Fasern ist der Analgelenkplatte des Flügels (*ta*), als sie sich aus dem Metanotum herauslöste, nicht gefolgt, sondern an der eigentlichen Tergalplatte stehen geblieben.

Nachtrag zu der Imago.

72) Musculus lateralis intersegmentalis quintus dorsalis metathoracis, *IIIipm5*, intersegmentaler epimeraler echter tergalpleuraler Seitenmuskel (vgl. Fig. 38, 41, 42, Taf. XXVIII u. Bd. CI).

Auch dieser Muskel wurde nur einmal gelegentlich einer Nachuntersuchung der in der Flankenhaut des ersten Abdominalsegmentes in der Imago vorliegenden Muskulatur gefunden und zwar nur an der einen, der rechten Seite des Tieres. Da auch dieser Muskel, ehe er bemerkt wurde, bereits aus seinem tergalen Zusammenhang gelöst war und trotz zahlreicher Nachuntersuchungen an anderen Objekten nicht wiedergefunden wurde, so ist die durch die Lage des abgerissenen Muskels und auch hinsichtlich der Chitinisierung kenntliche mutmaßliche Ursprungsstelle unter Vorbehalt angegeben.

Demnach entspringt der schwache Muskel an dem nach innen kantig abgesetzt vorspringenden Seitenrande jener bogigen Leiste (vgl. 1904, S. 304), welche den Hinterrand des Metanotum kenntlich macht (eine Stelle, die 1904 in der Fig. 4, Taf. XV, zwar nicht besonders bezeichnet ist, jedoch an der Fortsetzung des Anallappens *fl3* des Flügels als hellerer Querstrich auf der Leiste hervortritt). Am seitlichen Ende dieser Leiste, welche hier den seitlichen Hinterwinkel des Tergits darstellt, tritt die weiche Flankenhaut nach außen gewölbt hervor. Er entspringt demnach pleuralwärts unterhalb der Duplikatur des Flügelanallappens *fl3*. Er verläuft schräg abwärts nach hinten an die vor dem ersten Abdominalstigma befindliche Intersegmentalfalte (1904, S. 303), an welcher der von unten kommende sternalpleurale Flankenmuskel *Ia pm2* (40) endet. Von diesem beträchtlich entfernt, setzt er an dieser Falte vor und über dem großen länglichen Stigma an.

Die vertiefte Intersegmentalfalte, welche in normalen Fällen weich und flach, aber stets kenntlich auftritt, ist hier im Bereich der Ansatzstelle dieses Muskels und des *Ia pm2*, sowie auf der dazwischen liegenden Strecke fest chitinisiert und springt als gelblich gefärbte Leiste einwärts scharf vor. Überhaupt ist der gesamte davor liegende, sonst weichhäutige Bezirk der Metapleura von harter Beschaffenheit, sowie vor und unter dem Stigma sehr dunkel gefleckt. Diese Chitinverstärkung tritt auf der linken Seite der Tieres mehr andeutungsweise hervor.

Es ist daher berechtigt, diesen Spezialfall als eine Mißbildung von unbekannter Ursache anzusprechen, da eine Verletzung kaum in Frage kommt. Sie ist, wie es bei Mißbildungen häufig der Fall ist, in morphologischer Hinsicht bedeutungsvoll: Indem nämlich der Muskel als ein intersegmentaler Pleuralmuskel unter den veränderten Bedingungen d. h. innerhalb einer — im ersten Abdominalsegment — hohen und wenig beweglichen Flankenhaut als Antagonist des *Ia pm2* (welcher in gewisser Weise auch einen *Ia pm1* vertritt, vgl. Nr. 40, S. 680) auftritt und ihm in dem vor dem Stigma gelegenen Bezirk begegnet, entspricht dies durchaus dem in den übrigen Abdominalsegmenten typischen Verhalten beider Muskeln. Konnte doch trotz der veränderten Bedingungen in der Flankenhaut des ersten Hinterleibssegmentes die Existenz noch eines *Ia ipm5* (40) festgestellt werden, zumal durch die Befunde an der Serie Nr. 8 (vgl. S. 687)! Da nun im Stadium 1 bereits mehrfach Dinge festgestellt werden konnten (vgl. die dorsalen Längsmuskeln *dlm1—4* und die medialen *edvm-* und lateralen *ldvm*-Dorsoventralmuskeln), welche — den Abdominalsegmenten typisch — auf eine nahe Verwandtschaft der Abdominalsegmente mit dem Metathorax auf gleicher Organisationsgrundlage hindeuten, so kann auch dieser anormale Befund als Hinweis auf eine zunächst gleichartige Entwicklungsrichtung in beiden Segmenten angenommen werden, welche bei dem spezialisierten Entwicklungsgang im Metathorax, mit dessen spezieller Bestimmung in biologischem Sinne, normalerweise nicht mehr zur Weiterentwicklung gelangt.

In dieser Hinsicht deutet der Muskel als ein variabler Muskel an, daß die einzelnen Bauelemente im Segment als latente Anlagen erhalten sind. Sie treten bei gewissen Anlässen typisch in Erscheinung und verraten so ein morphologisches Moment, welches auf verwandtschaftliche Beziehungen der Teile des Organismus hindeutet; in ähnlicher Weise sind ja derartige Neubildungen oder Mißbildungen geeignet, für die Verwandtschaftsverhältnisse der Organismen untereinander Anhaltspunkte zu geben.

Anderseits kann man den Muskel aber auch als Neubildung auffassen, welche zeigt, wie bis zu einem gewissen Grade die Muskulatur unbeständig auftreten kann, wenn sie durch Bedingungen kinematischer Art veranlaßt wird; es ist eine Art spontaner Neubildung, welche Vorsicht bei der Homologisierung von Muskeln verschiedener Bezirke und mit verschiedenen kinematischen Beziehungen gebietet (vgl. hierzu die Beurteilung der tergalpleuralen Muskeln des Thorax).

Die sternale Muskulatur.

73) (1905: 60) Musculus sternalis pedalis primus metathoracis, *IIIbm1*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Fig. 21; vgl. auch bei den folgenden Muskeln die Textfiguren 15ff., S. 669ff.).

Er entspricht dem Befunde in der Imago, entspringt aber an der paarigen Gabelapophyse, nachdem bereits eine Trennung der beiden Gabeläste erfolgt ist, immerhin gleichfalls unterhalb des *bm2*.

74) (1905: 61) Musculus sternalis pedalis secundus metathoracis, *IIIbm2*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Taf. XXII f. Fig. 19—21).

Der Muskel entspricht im allgemeinen den in der Imago gemachten Beobachtungen.

Er zerfällt jedoch in drei sehr deutlich gesonderte Teilbündel, die in der Imago nicht beobachtet wurden. Alle drei Teilbündel entspringen gemeinsam, wie beschrieben, an der Metapophysengabel und treten in ihrem Verlaufe an dem hinteren Seitenrand der Hüfte auseinander in solcher Weise, daß ein vorderer Teilmuskel *IIIbm2a* an der oberen Fläche des eingebogenen Hüftrandes dicht hinter und etwas unter dem *bm5* (77) ansetzt, während am Hüftrand hinter ihm, durch einen beträchtlichen Zwischenraum entfernt, die beiden ziemlich dicht beieinander verlaufenden Teilbündel *IIIbm2b + c* vor dem hinteren Dorsoventralmuskel in einer solchen Weise ansetzen, daß die obere Teilmasse *bm2b* gleichfalls auf der oberen Fläche des eingebogenen Hüftrandes, die untere Fasermasse *bm2c* aber ihr gegenüber, getrennt und unterhalb dieser Fläche ansetzt.

Die Einheitlichkeit des imaginalen Muskels scheint auf einer sekundären Vereinheitlichung lediglich durch Vermehrung der Fasermasse zu beruhen, da er in der Imago etwas stärker ausgebildet erscheint.

75) (1905: 62) Musculus sternalis pedalis tertius metathoracis, *IIIbm3,* segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Taf. XXIIf., Fig. 17*b*—21).

Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel. Er ist neben dem *bm1* und dem *bm2* der bei weitem kräftigste sternale Beinmuskel und übertrifft den folgenden *bm4* um das doppelte bis dreifache an Stärke.

76) (1905 : 63) Musculus sternalis pedalis trochanteris quartus metathoracis, *IIIbm4,* segmentaler sternaler Beinmuskel, Trochanterenmuskel (vgl. Taf. XXIIf., Fig. 18—21).

Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel. Er ist platter und um vieles schwächer als der vorige.

77) (1905: 64) Musculus sternalis pedalis quintus metathoracis, *IIIbm5,* segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Taf. XXIIf., Fig. 17*b*—20).

Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel. Er ist der schwächste aller sternalen Beinmuskeln.

78) (1905: 65) Musculus sternalis furcae lateralis metathoracis, *IIIzm,* segmentaler Sternalmuskel als Gabelseitenmuskel (vgl. Taf. XXII, Fig. 16).

Er ist wie in der Imago ausgebildet.

78a) Musculus sternalis metasterni octavus, *IIIsrm8*, segmentaler Sternalmuskel, von zweifelhafter Funktion (vgl. Schema II, Fig. 38, Taf. XXVIII).

Der schwache Muskel entspringt am hinteren Rande des Sternits, beiderseits entfernt von der Medianlinie und von der Wurzel der Gabelapophyse in einem tieferen Ansatzniveau als diese und lateral unterhalb vom Ursprung des *IIIbm1* (73). Er verläuft, der unteren Seitenfläche des Metathoracalganglions entlang, bogig nach vorn, indem er zunächst in der Richtung schräg lateralwärts sehr dicht an den Seitenrand des Sternits herantritt. Er scheint dort eine Verbindung mit der Hypodermis einzugehen an einer Stelle, welcher das Hüftglied dicht anliegt und welche dicht über der sternalen Innenfläche lateral neben dem Ganglion ein wenig entfernt von ihm liegt. Sodann biegt der muskelartige Strang in der vorderen Hälfte des Sternits rechtwinklig bogig medianwärts und nimmt Kontakt mit der vorderen seitlichen Unterfläche des Ganglion, in welches er gegen eine Stelle unterschiedlicher Ganglienzellen einzudringen scheint. Von dort biegt er wiederum winklig bogig nach vorn und medianwärts, der Unterfläche des Ganglions dicht angelagert und setzt in analoger Weise wie hinten und in gleichen Abständen am Vorderrande des Sternits an.

Das ganze Gebilde, welches in seinem basalen Teile seine muskulöse Struktur deutlich erkennen läßt, besteht aus wenigen Fibrillen und enthält neben einigen elliptischen Kernen auffallend zahlreiche, sehr langgestreckte und schmale Kerne, in sehr geringen Abständen. Die basale Strecke des Stranges begleitet eine oberhalb desselben verlaufende Trachee.

Der Strang ist einfach und unverästelt; daß aber die Verbindungen mit der Hypodermis und mit dem Ganglion in der angedeuteten Weise wirklich bestehen, zeigt die Betrachtung des mesothoracalen homologen Muskels *IIsrm8*(116*a*), Bd. CI, S. 458, an welchem diese Verbindungen nach den gleichen Stellen als Äste erscheinen. Über die Deutung dieses vorbehaltlich als Muskel angesprochenen Gebildes siehe bei *Isrm8* (156), Bd. CI, S. 498.

Anmerkung: Ähnlich verlaufende Stränge glaube ich in den abdominalen Sternalteilen bemerkt zu haben, doch habe ich keine genaueren, zeitraubenden Untersuchungen angestellt, da mir die Kenntnis dieser vermutlich chordotonalen Organe für die in diesem Zusammenhange angeschnittenen Fragen belanglos erschien.

b. Topographisch-quantitative, statistische Übersicht über die für das erste Stadium im Metathorax beschriebenen Abweichungen gegenüber der Imago.

(Vgl. 1905, S. 390, Abs. 7.)

Der Metathorax enthält demnach im ersten Stadium 34, mit Ausnahme des *ipm5* (72) regelmäßig auftretende, gesonderte, zum Teil doppelt- und mehrwertige Muskeln gegenüber den 32 Muskeln, welche 1905 in der Imago beobachtet wurden. Ein 35. Muskel *pm12a* (71) wurde für die Imago neu aufgefunden.

Von diesen 35 Muskeln müssen die beiden getrennt geführten Muskeln *dvm3* und *dvm4* (57, 58) im Stadium 1 als einheitlich aufgefaßt werden. Der Unterschied gegenüber der Imago beruht darauf, daß drei Muskeln, welche 1905 nicht beobachtet wurden, hinzukommen: *ipm5* (72), *pm12a* (71) und *srm8* (78); von den beiden ersteren dieser, wenn auch nur ausnahmsweise auftretenden Muskeln kommt einer, der tergal-pleurale Seitenmuskel *ipm5* (72) auch für das erste Stadium, der andre aber *pm12a* (71) nur für die Imago in Betracht; der letztere derselben *srm8* muß für beide Stadien in Anspruch genommen werden. So kann die Zahl der Muskeln im ersten Stadium zwischen 33 und 34, in der Imago von 33—35 Muskeln schwanken.

Die Gesamtübersicht zeigt folgende Muskeln im ersten Stadium: drei ventrale Längsmuskeln, vier dorsale Längsmuskeln, ein intersegmentaler Dorsoventralmuskel, fünf mediale Dorsoventralmuskeln (gegenüber sechs in der Imago), fünf laterale Dorsoventralmuskeln, ein sternalpleuraler Muskel, drei echte tergalpleurale Muskeln, vier intratergale, 1905: »tergalpleurale« Muskeln (gegenüber fünf in der Imago), sechs sternale Muskeln, und ein sternaler zweifelhafter Muskel *srm8* (78*a*).

a. Bei einem Vergleich des ersten Stadiums mit der Imago sind folgende wesentlichen Unterschiede, hervorzuheben: Ein allgemein primitiveres Verhalten zeigen die dorsalen, sowie der erste bis dritte ventrale Längsmuskel, also *dlm1—4* (48—51) bzw. *vlm1—3* (45, 46), ferner der laterale Dorsoventralmuskel *ldvm4a* + *b* (62).

Hinsichtlich der Bildung von Teilfasern unterscheiden sich folgende Muskeln. Es sind:

im ersten Stadium zerlegt, in der Imago aber einheitlich: Die Teilfasern des seitlichen Dorsoventralmuskels *ldvm4* (62, *pm4*), ferner des Sternalmuskels *bm2* (74);

in der Imago getrennt, im ersten Stadium aber einheitlich: Die Teiifasern des ventralen Längsmuskels *vlm1* (45) und die medialen

Dorsoventralmuskeln *dvm3* und *dvm4* (57, 58), wahrscheinlich auch die Seitenmuskeln *pm12* und *pm12a* (70, 71).

Geringe Lageverschiebungen erleiden in der Imago gegenüber dem ersten Stadium die ventralen Längsmuskeln *vlm2* + *3* (46), die dorsalen Längsmuskeln *dlm1* + *4* (48—51), die seitlichen Dorsoventralmuskeln *ldvm3* (61), der Sternalmuskel *bm1* (73), der Seitenmuskel *pm11* (69).

Änderungen in den Stärkeverhältnissen zeigen sich zwischen folgenden Muskeln:

Kräftiger ausgebildet sind im ersten Stadium gegenüber der Imago: Die dorsalen Längsmuskeln *dlm1* (48) und *dlm3* und *4* (50, 51), die intratergalen Seitenmuskeln *pm9* (67) und *pm10* (68).

Schwächer sind im ersten Stadium gegenüber dem Imaginalstadium: Die folgenden Flügelmuskeln: der dorsale Längsmuskel *dlm2* (49), die medialen dorsoventralen Muskeln *dvm1* (53) und *dvm5* (55), ferner *dvm3* + *4* (57, 58), die seitlichen Dorsoventralmuskeln *ldvm1a* (60, *pm2*), der *ldvm3* (61, *pm3*) und der *ldvm2* (63, *pm6*), ferner der echte tergalpleurale Seitenmuskel *pm7* (65). Von andern Muskeln noch der tergalpleurale Muskel *pm8* (66) und der Sternalmuskel *bm2* (74).

Völlig neue, für das erste Stadium allein charakteristische Muskeln, welche in der Imago nicht mehr vorhanden sind, treten vorbehaltlich einer Nachuntersuchung des *bsm8* (78*a*) nicht auf. Anderseits fehlt auch im Stadium 1 kein einziger Muskel, welcher in der Imago vorhanden ist, vollständig.

b. Hinsichtlich der 1905 gegebenen Darstellung des Imaginalstadiums sind durch die Nachuntersuchung und durch Deutung folgende Veränderungen eingetreten:

Zwei neue Muskeln treten in dem tergalpleuralen *ipm5* (72) und dem intratergalen Seitenmuskel *pm12a* (71) unregelmäßig auf. In der Gruppe des sternalpleuralen Seitenmuskels mußte die Teilfaserbildung zwecks genaueren Vergleiches nachuntersucht werden.

Umdeutungen traten ein bei folgenden, 1905 als sternalpleurale *pm* geführten, jetzt als laterale Dorsoventralmuskeln erkannten Muskeln *ldvm* (59—63) auf: Es heißt jetzt: *ldvm1* statt *pm1*, *ldvm1a* statt *pm2*, *ldvm3* statt *pm3*, *ldvm4* statt *pm4* und *ldvm2* statt *pm6*. Ferner wurden umgedeutet: der dorsale Längsmuskel *dlm1a* in *dlm1* (48) und der *dlm1* in *dlm2* (49); vgl. auch die intratergalen Muskeln.

Umbenennungen treten ein hinsichtlich der sternalen Muskulatur insofern, als (vgl. S. 641) statt Musculus pedalis usw. die Bezeichnung M. sternalis pedalis usw. eingeführt wurde.

Endlich erfuhren die tergalpleuralen Muskeln eine schärfere Fassung, indem zwischen echten tergalpleuralen und intratergalen Muskeln unterschieden wird (vgl. S. 803) und indem der intersegmentale Dorsoventralmuskel als Angehöriger der medialen Kategorie den Zusatz »dorsoventralis« erhielt.

c. Morphologische Betrachtung des Metathorax auf Grund der Muskulatur des ersten Stadiums im Vergleich mit der Imago und mit dem Abdomen im Stadium 1.

(Vgl. 1905. S. 391, Abs. c.)

Die ventrale Längsmuskulatur.

Wesentliche Veränderungen des Sachbestandes sind in der Imago gegenüber dem ersten Stadium nicht vorhanden.

Ein primitiveres Verhalten zeigen der *IIIvlm2+3* (46) durch seinen dem *IIIvlm1* (45) sehr benachbarten Ursprung und der *IIIvlm1* selbst durch seinen wenig präzisen, zwischen den abdominalen Längsmuskeln vermittelnden Verlauf. Dadurch ist einmal die Herkunft des *IIIvlm2+3* als Teilfaser des *IIIvlm1* annehmbar, sodann wird dadurch die gemeinsame Herleitung der gesamten metathoracalen abdominalen ventralen Längsmuskulatur veranschaulicht.

Gegenüber der 1905 gegebenen Darstellung ist dementsprechend auch keine Veränderung in der Auffassung eingetreten. Es wurde nämlich erwogen, ob die Einteilung der ventralen Längsmuskulatur in eine mediale und in eine laterale Gruppe im Thorax und im Abdomen völlig gleichwertig sei, mit dem Ergebnis, daß *Ia vlm1* im allgemeinen der *IIIvlm1—3*-Gruppe, die abdominalen *vlm2* und *3* aber den thoracalen *vlm4+5* entsprechen, etwa homolog seien. Es sei deshalb auf die 1905, S. 391 ff. gegebene Darstellung und nach Kenntnis der im Abdomen des ersten Stadiums vorliegenden Tatsachen auf die diesbezüglichen Ausführungen auf S. 707 ff., und 692 verwiesen. Das Hauptergebnis der Untersuchung im ersten Stadium war allerdings die Erkenntnis der engeren Zusammengehörigkeit der gesamten ventralen Längsmuskulatur im Abdomen. Es wäre von Interesse, deshalb von neuem an diese Überlegung heranzutreten; doch würde das bei dem rein spekulativen Wert derselben im Verhältnis zu dem doch nur hypothetischen Ergebnis zu viel Raum beanspruchen. Schon 1905 wurden deshalb die betreffenden Ausführungen zwar kurz aber durchaus ausreichend für ein näheres Studium dieser Verhältnisse dargestellt. Es seien also alle genannten Hinweise vorausgesetzt für folgende Zusammenstellung:

Die im Abdomen gegebene Grundlage der Verteilung ventraler Längsmuskeln läßt sich auf den Thorax übertragen. Im Abdomen unterscheidet man eine medianpaarige Gruppe *vlm1* und eine lateralseitige Gruppe *vlm2* mit dem doppelt-intersegmentalen *vlm3*. Der Muskel des Metathorax *IIIvlm1*, welcher von der Gabelapophyse kommt, vermittelt zwischen beiden Gruppen im Abdomen, deren engere Zusammengehörigkeit andeutend.

Innerhalb des ersten Abdominalsegmentes kehren beide Gruppen *vlm1* u. *2* typisch wieder, während im metathoracalen *IIIvlm2* + *3* ein wohl kinematisch zu begründender, zur Parasternalplatte führender Ast des *IIIvlm1* vorliegt. Es mag dabei unentschieden bleiben, ob innerhalb dieses Astes der *IIIvlm3* als Ast zum zweiten und *IIIvlm2* als ein ebensolcher Ast zum ersten Abdominalsternit anzusehen ist.

Im Metathorax fehlt infolge des engeren Anschlusses des ersten Abdominalsternits ein auf dieses übergreifender *vlm1* als Vertreter der medialen Gruppe, während der lateralseitige *III vlm 4* + *5* dem abdominalen *vlm 2* entspricht und funktionell zweiteilig auftritt.

Die ventrale Längsmuskulatur zeigt also insofern keine Analogie zur dorsalen (Bd. CI, S. 564), als ihr eine ausgesprochen laterale Teilgruppe, welche im sternalen Seitenbezirk außerhalb der medialen *edvm*-Dorsoventralmuskulatur verlaufen müßte, fehlt. Dafür reicht das Abdominalsternit auch nicht so weit seitlich hinauf, und der sternale Seitenbezirk ist durch den primären Besitz der Beine in einer dem Flügel analogen Stellung (vgl. S. 594 ff., Bd. CI) tiefgreifend verändert.

Die dorsale Längsmuskulatur.

Die Richtigkeit der im beschreibenden Teil durchgeführten Vergleiche der metanotalen dorsalen Längsmuskeln des ersten Stadiums mit dem imaginalen Befunde einerseits und den in den Abdominaltergiten im Übergangszustande des ersten Stadiums vorliegenden Verhältnissen anderseits ist von entscheidender Bedeutung für die Beurteilung tergaler Seitenbezirke überhaupt, für die Beurteilung der lateralen und medialen Dorsoventralmuskulatur, daher auch für die endgültige Entscheidung der Frage nach der Morphologie der Flügel und zur Klärung der im Halshautbezirk vorliegenden Tatsachen; ferner ganz allgemein für die Frage nach der Durchführbarkeit spezieller Homologien zwischen Thoracalsegmenten einerseits und Abdominalsegmenten anderseits.

Vergleich der dorsalen Längsmuskeln des Metanotum im ersten Stadium mit denen in der Imago.

Die in der Imago gegenüber dem ersten Stadium eingetretenen Veränderungen stehen in Beziehung zur Vorherrschaft des zum imaginalen Flugmuskel umgebildeten *IIIdlm2* und zur Durchführung eines festeren Anschlusses des Metanotum an das erste Abdominaltergit (vgl. 1905, S. 303ff. und S. 379 oben). Daher erscheinen, trotzdem der *IIIdlm2* (49) aus den intersegmentalen Muskeln ausscheidet, die *IIIdlm1, 3* und *4* (48, 50, 51) an Stärke rückgebildet; von ihnen ist wiederum der *dlm4* in Beziehung zur seitlichen Verschiebungsmöglichkeit der Tergalplatten (vgl. 1905, S. 308 und S. 394, Abs. 2) am besten entwickelt geblieben, während der im ersten Stadium ihm an Stärke nahe kommende *dlm3* ihm in der Imago darin erheblich nachsteht. Neben dieser Rückbildung in den Stärkeverhältnissen ist die gesamte räumliche Einschränkung des intersegmentalen Bereichs in der Imago der ontogenetische Ausdruck dafür, daß die intersegmentale Beweglichkeit zwischen Metanotum und dem ersten Abdominaltergit unter dem Einfluß der Flügelentwicklung eingeschränkt ist, trotzdem der *IIIdlm2* als ein nicht intersegmentaler Muskel ausscheidet.

Die im ersten Stadium ununterbrochene hintere Ansatzstrecke aller dieser vier Muskeln ist im Thorax der Imago unterbrochen.

Vergleich der dorsalen Längsmuskeln des Metanotum im ersten Stadium mit den dorsalen Längsmuskeln der Abdominaltergite im Übergangszustande des ersten Stadiums.

Es wäre zweckmäßiger gewesen, von der im ersten Stadium vorliegenden primären Grundlage auszugehen, die dort erkannte Zweiteilung der dorsalen Längsmuskulatur in eine laterale zweite (vgl. 1905 *Ia dlm2*) und in eine mediale erste Gruppe (vgl. 1905 *Ia dlm1*) auch auf den Thorax anzuwenden, dies auch in der Bezeichnung allgemein durchzuführen, um dadurch auszudrücken, daß im Thorax eine laterale Längsmuskulatur im morphologischen Sinne nicht vorhanden ist. Da aber 1) die primäre Vielteiligkeit der abdominalen dorsalen Längsmuskulatur durch ihre schon im ersten Stadium eintretende sekundäre Vereinheitlichung in der Imago nicht erkannt werden konnte und 2) da die im ersten Abdominaltergit der Imago vorliegende, das primäre Verhalten noch andeutende Zweiteiligkeit der Längsmuskulatur seinerzeit 1905 als sekundär aufgefaßt wurde und 3) da ferner die mediale Dorsoventralmuskulatur schon im ersten Stadium in Wegfall kam, daher ihre besondere Stellung zu der nicht als solche erkennbaren dorsoventralen Seitenmuskulatur nicht ableitbar wurde, so konnte aus allen diesen Gründen auch kein Anhaltspunkt für die Beurteilung der dorsalen Längsmuskulatur gewonnen werden. Die dorsalen Längsmuskeln wurden daher gemäß ihrer im imaginalen Thorax so selbständigen und charakteristischen Anordnung als medianpaariger oder medianseitiger und als seitlich dorsaler Komplex unterschieden, eine Bezeichnung, die innerhalb der nunmehrigen medialen Gruppe als eine topographische beibehalten werden kann gegenüber der im strengeren morphologischen Sinne unterschiedenen äußeren lateralen Gruppe einerseits und der inneren medialen Gruppe anderseits. Es würde demnach die laterale äußere Längsmuskelgruppe in den Abdominaltergiten als ein fünfter Muskel des tergalen Seitenbezirkes hinzukommen, und die Bezeichnung des abdominalen *Ia dlm2* in *Ia dlm5* würde umzuändern sein.

Es wurden nun im Vergleiche der metathoracalen Befunde des ersten Stadiums mit der Imago die 1905 gegebenen Bezeichnungen beibehalten und auf die Befunde im Abdomen übertragen, daher werden unterschieden:

Gruppe	Teilkomplexe	
Laterale Gruppe *dlm 5* im Abdomen (fehlt in den drei Thoracalsegmenten)	Keine Zerlegung	im imaginalen Abdomen vereinigt
Mediale Gruppe *dlm 1—4* im Thorax und Abdomen	Medianseitiger Komplex *dlm 1* und *dlm 2* Lateralseitiger, seitlich dorsaler Komplex *dlm 3* und *dlm 4*	

Die Begründung dieser Anschauung ist für jeden einzelnen Muskel bei dessen Identifizierung bereits gegeben. Sie ergab ohne weiteres, daß der im Abdomen vorhandene, neu aufgefundene fünfte dorsale Längsmuskel im Thorax fehlt. Hiermit stimmen die im Thorax wie im Abdomen gleichen Lagebeziehungen der dorsalen Längsmuskeln *1—4*, welche sich auf genau horizontal geführten Frontalschnitten zur Anschauung bringen lassen (vgl. Taf. XX, Fig. 8—11) und ein durchaus symmetrisches Bild ergeben. Ferner ist die mediale Längsmuskelgruppe *dlm1—4* im Thorax sowohl als auch im Abdomen des ersten Stadiums durch eng benachbarte, fast gemeinschaftliche

Ansatzmasse gekennzeichnet, während die laterale Längsmuskulatur im Abdomen auch in der hinteren Ansatzstelle durch einen beträchtlichen Zwischenraum von der medialen entfernt bleibt. Hierdurch wird die Folgerung von dem Fehlen eines eigentlichen, typischen lateralen Seitenteiles im Tergit entsprechend der Muskulatur ausreichend gesichert. Derselbe ist entweder nicht zur Ausbildung gelangt, bzw. in Wegfall gekommen oder in einer andern Muskulatur aufgegangen. Auch gibt das Fehlen der lateralen dorsalen Längsmuskulatur im Metathorax wiederum einen Hinweis darauf, wie leicht eine ganze Muskelgruppe fortfallen kann, wenn z. B. wie in diesem Falle im Einklang mit räumlichen Veränderungen keine funktionelle Beanspruchung vorliegt; vgl. die Erläuterungen zu Fig. 12.

Die mediale Dorsoventralmuskulatur.

(Unter Voraussetzung des Abschnittes auf S. 394, 1905.)

Die morphologische Stellung des intersegmentalen Dorsoventralmuskels (52) muß nach Auffindung des zwischen einer lateralen und medialen Dorsoventralmuskulatur bestehenden Unterschiedes von neuem erwogen werden: Gemäß seiner Ansatzstellen, dorsal zwischen der medialen und lateralen Längsmuskulatur und ventral als ein Muskel, welcher von allen intersegmentalen Muskeln (*vlm4* + *5* usw.) am meisten distal auf der der intersegmentalen Beweglichkeit dienenden Gabelapophyse entspringt, muß er zu den echten Dorsoventralmuskeln gerechnet werden, zumal auch der *IIism* im Metanotum durch seinen mit der medialen Dorsoventralmuskulatur gemeinsamen Ansatz seine typische Stellung wahrt.

Die für die Morphologie und Mechanik so bedeutungsvollen sechs segmentalen Dorsoventralmuskeln treten wider Erwarten und sehr bemerkenswerter Weise im ersten Stadium bereits sämtlich differenziert auf.

Die Unterscheidung (vgl. 1905, S. 394ff.) einer vorderen, auf das Episternum bezüglichen Gruppe — anschließend an den mit einer langen Chitinsehne versehenen *IIIdvm6* (54) — von einer hinteren »epimeralen« Gruppe — anschließend an den gleichfalls mit einer langen Chitinsehne versehenen *IIIdvm2* (56) —, welche schon bei der Betrachtung der Imago auf topographischer Grundlage scharf durchgeführt werden konnte, gewinnt in morphologischer Hinsicht an Vertiefung und Bedeutung dadurch, daß diese beiden Gruppen mit den im Übergangszustand des ersten Stadiums im Abdomen auftretenden beiden Gruppen unmittelbar vergleichbar werden. Die ganze Stellung dieser beiden Muskelgruppen zur dorsalen und zur ventralen Längsmuskulatur, die unmittelbare Bezugnahme der metathoracalen *dvm* zu jenen im ersten Abdominalsegment vermittelst des intersegmentalen *IIIism* (52) lassen eine völlige allgemeine Homologie der thoracalen und abdominalen Dorsoventralmuskulatur erkennen und zwar durch eine ganz spezielle Charakterisierung, die nur durch die Untersuchung des ersten Stadiums mit aller Bestimmtheit ermöglicht werden konnte und die wohl an dieser Stelle nicht mehr näher ausgeführt zu werden braucht (vgl. S. 646ff., 694f.).

Auf dieser morphologischen Grundlage gewinnen die 1905, S. 394, gemachten Ausführungen über die Differenzierungsart der Muskeln an Interesse:

Wenn man nämlich nun versucht (vgl. 1905, S. 472ff., Abs. b u. c), sich von einer primär einheitlich gegebenen Muskelgruppe aus die Differenzierung der einzelnen Muskeln nacheinander zu veranschaulichen, so kann wohl aus dem Bestande einer langen Chitinsehne auf die besondere kinematische Wichtigkeit eines Muskels und — mit einem Einschlag von phylogenetischer Betrachtungsweise — auf den primären Charakter bzw. auf das hohe Alter dieses Muskels ein Rückschluß gemacht werden (vgl. bereits 1905, S. 507 oben). Ein zweiter Anhaltspunkt für das Alter der Differenzierung und daher für die kinematische Bedeutung eines Muskels ist die Beteiligung an der Trochanterbewegung die im Metathorax und Mesothorax ganz besonders nach vorn gerichtet ist und dem entsprechend unter alleiniger Beteiligung der vorderen Gruppe vollzogen wird (vgl. S. 780, 802 und Prothorax, S. 521, Bd. CI).

Aus dieser Erwägung geht hervor, daß das gesonderte Auftreten von zunächst einmal drei Dorsoventralmuskeln, den *dvm2*, *dvm5* und *dvm6* in ihrer Eigenschaft als Beinmuskeln, als primär aufgefaßt werden kann, wobei speziell im Stadium 1 noch auf die gemeinsame Herleitung des *dvm6* und *dvm5* durch die besondere Nähe der tergalen Anheftungsstellen dieser beiden Muskeln hingedeutet ist. Alle andern Differenzierungen, wie die Muskeln *dvm1* und *dvm3 + 4*, können demgegenüber als sekundäre im Zusammenhang mit der Bein- oder Flügelmechanik aufgefaßt werden (vgl. S. 798, Abs. 3).

Dem entspricht es, daß *dvm6* und *dvm2* eine Stellung einnehmen, die sie vor allen andern am wenigsten als Flügelmuskel wirksam werden läßt. Die neben dem *dvm5* tergal sehr wirksamen *dvm1* und *dvm3 + 4* — letzterer allerdings auch ventral als spezieller Beinmuskel gesondert — können hingegen als Abkömmlinge zweiten Grades von jener »älteren«

dvm6 — und *dvm2*-Muskulatur zum Zwecke oben genannter, neuer Funktionen aufgefaßt werden. Es bleibt dabei fraglich, ob *dvm6* gegenüber dem *dvm1* auch hinsichtlich der Beinbewegung zurücktritt.

Da alle diese Muskeln schon im ersten Stadium histologisch typisch quergestreift ausgebildet sind, erweisen sie sich als funktionsfähige Beinmuskeln, so daß im Imaginalstadium nur noch eine Beanspruchung einiger derselben speziell für die Flügelbewegung hinzukommt, ohne daß sie als Beinmuskeln deshalb ausgeschaltet zu werden brauchen (vgl. 1905, S. 682, Abs. I *c*).

Alles dies wird auch aus der Betrachtung der Stärkeverhältnisse ersichtlich. Die Ansicht von Frontalschnittbildern durch den Metathorax im ersten Stadium zeigt trotz der beschriebenen Größenunterschiede im allgemeinen eine gewisse Gleichmäßigkeit in den Querschnitten der sämtlich als Beinmuskeln tätigen Dorsoventralmuskeln im Gegensatz zu solchen durch den imaginalen Metathorax (vgl. Taf. XX, Fig. 9 mit 1905, Textfig. 11, S. 464). In der Imago jedoch sind die schon im ersten Stadium stärker entwickelten Muskeln *dvm5*, *dvm1* und *dvm3+4* sämtlich als indirekte Flugmuskeln ganz erheblich und unverhältnismäßig kräftiger entwickelt. Am wenigsten noch hat der Trochantermuskel *dvm5*, dem schon als Beinmuskel eine erhebliche Aufgabe zufällt, relativ zugenommen. Während von den präscutalen Muskeln nun schon der *dvm5* (vgl. S. 653, 1. Unterstufe, 1905) für die Flügelbewegung etwas weniger wirksam ist als andre, ist es möglich, daß der *dvm6* überhaupt nicht dafür in Frage kommt. Während der nachembryonalen Metamorphose ist also mit dem Auftreten der Flugfunktion in der Imago weder ein Auftreten neuer, noch eine histologische Weiterbildung etwa atypisch vorgebildeter und in diesem Zustande während der nachembryonalen Metamorphose verharrender, zunächst noch funktionsloser Dorsoventralmuskeln verbunden, sondern es tritt lediglich eine »quantitative Metamorphose«, eine Zunahme der Fasermasse ein. Hierin besteht zwischen der Grille, dem Vertreter der Epimorpha, und den Hemimetabolen (Ephemeriden u. a.) ein wichtiger Unterschied, da bei letzteren die später funktionierenden Flügelmuskeln im Larvenzustande zunächst atypisch sind und ein Teil derselben, vielleicht alle, für die larvale Kinematik nicht in Frage kommen.

Exakte Maße hierüber sind aus den S. 620 angegebenen Gründen hier wohl noch viel weniger möglich und ich habe sie daher unterlassen.

Eine Frage, welche sich bei dem Studium vorliegender Serien des ersten Stadiums aufdrängt, ob nicht etwa in der Imago ganz allgemein die Dorsoventralmuskulatur relativ massiger entwickelt sei, als im ersten Stadium, wo die einzelnen Muskeln durch auffallend größere Zwischenräume getrennt sind, läßt sich schwer entscheiden (vgl. Taf. XX, Fig. 9 mit 1905, Textfig. 11, S. 464). Man darf, wie ein mir vorliegendes andres Stadium 1 andeutet, annehmen, daß hier kein wesentlicher Unterschied besteht, indem diese scheinbare Verschiedenheit auf ungleichen Kontraktions- oder Ernährungszuständen (vor oder nach den Häutungen) beruht und allerdings durch Raumbeanspruchung seitens der enorm entwickelten imaginalen Flugmuskulatur veranlaßt sein mag.

Die Gegenüberstellung der vorderen und hinteren Dorsoventralmuskulatur kommt im Bereich des tergalen Ursprungs durch die räumliche Anordnung der Muskeln immerhin, wenn auch nicht scharf wie im Abdomen, zum Ausdruck. Diese Anordnung gleicht völlig der in der Imago herrschenden, auch in ihren Symmetriebeziehungen zu den lateralen Muskeln *ldvm1, 1a, 3, 4* (59—62) und dem *ldvm2* (63, *pm6*), vgl. hierzu Taf. XX, Fig. 9 und 1905, Textfig. 11.

Die kinematischen Beziehungen innerhalb der dorsoventralen Muskulatur der Beine und der Flügel.

Es entsteht nunmehr wiederum die Frage (vgl. 1905: S. 394, Abs. 6; S. 434, Abs. 3; S. 469, Abs. 3; S. 475, Abs. 5 usw.; S. 481, Abs. 2; S. 489, Abs. 2; S. 501—503, Abschn. H, besonders S. 502, Abs. 3), ob die ventral mit der Bewegung der Beine verknüpften mechanischen Beziehungen allein ausreichen, um auch tergal differenzierend wirken zu können und ob alsdann die Mechanik der Flügelbewegung erst später, d. h. sekundär anknüpft an diese »zufällig« in ihrem Bereich gesondert auftretenden Beinmuskeln; oder ob diese Differenzierung ohne weiteres hinweist auf einen bereits zum Auftreten der Flügel führenden, besonderen entwicklungsgeschichtlichen Vorgang und ob sie zu diesbezüglichen morphologischen Deutungen in Anspruch genommen werden darf. Mit andern Worten: Ist die tergale Sonderung der betreffenden Dorsoventralmuskeln im Metathorax und im Mesothorax ebenso nach mechanischen Gesichtspunkten zu beurteilen, wie die etwa gleichartige im Prothorax, welche nur auf Grund der anders gearteten Beinmechanik in spezieller, eigentümlicher Weise abändern würde?

Zur Beantwortung dieser für die Bestimmung der zeitlichen Entstehung des Flügels wichtigen Frage, ist es notwendig, auf einen Vergleich mit dem Prothorax einzugehen.

1) Ferner seien zunächst einige Beispiele zusammengestellt zur Veranschaulichung, in welcher Weise eng benachbarte oder an gleichen mechanischen Aufgaben beteiligte Muskeln einer gleichen Gruppe auch dann an ihrer Ursprungsstelle zur Sonderung gelangen, falls an diesen keine besonderen mechanischen Aufgaben vorliegen. Dabei sind nur solche Fälle berücksichtigt, in welchen es zu einer äußeren Sonderung kommt. Die zu einer solchen führende Vorstufe des Auftretens anders gerichteter Faserzüge innerhalb eines einheitlichen Muskels (1905, S. 501 H), ohne daß es zu einer Zerlegung in Teilfasern kommt, ist sehr viel häufiger vorhanden und durch alle möglichen Übergangsstufen mit jener verbunden.

a. Muskeln, welche an der Angriffsstelle (bzw. am unteren Ende) getrennt sind und zugleich auch an der Ursprungsstelle (bzw. oben): Die medialen Dorsoventralmuskeln *Idvm2* und *3 + 4* (133 u. 134, 1905: *dvm7* und *dvm2*), die seitlichen Dorsoventralmuskeln *II*, *IIIldvm1* und *1a* (*pm1* und *pm2*, 94, 59 und 95, 60), die Teilmuskelgruppen des sternalpleuralen *II*, *IIIpm5* (64, 100), die Sternalmuskeln *IIbm3* und *6* (111 und 114), die intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *Oism* und *Oism2* (169, 170) als extremer Fall.

b. Muskeln, welche an der Angriffsstelle (unten) getrennt sind, aber an der Ursprungsstelle (bzw. oben) nicht getrennt: Die medialen Dorsoventralmuskeln *Odvm2a1* und *a2* (171, 1905 Textfig. 7, S. 443), die dorsoventralen Seitenmuskeln *Ildvm3* und *4* (136 und 137, 1905 *pm4a* und *pm4*, Textfig. 6, S. 427) die unterbrochenen Seitenmuskeln *IIpm 5a* und *5b*, *IIpm5c* und *5d* (100, 1905 Textfig. 3, S. 405), die Sternalmuskeln *IIIbm3*, *4*, *5* (75, 76, 77).

c. Muskeln, welche an der Angriffsstelle (bzw. unten) nicht getrennt sind, wohl aber an der Ursprungsstelle gesondert: Die seitlichen Dorsoventralmuskeln *II*, *IIIldvm4a* und *4b* (62, 79), und *Ildvm2* (138, 1905: *pm6*) als Doppelmuskel, die Seitenmuskeln *II*, *IIIldvm4* (62, 97, *pm4*), d. h. nur dann, wenn er als sternalpleuraler Muskel aufgefaßt wird, mit *II*, *IIIpm5a* (64, 100), ferner *II*, *IIIpm5b* und *5c* (64 und 100), die Sternalmuskeln *IIbm1* (109).

Weitere Beispiele dieser Art dürften sich bei der Betrachtung andrer, besonders primär flügelloser Insekten im Thorax ergeben.

Alle diese Beispiele für Muskelzerlegung werden genügend erklärt durch verschieden gerichtete, mit der Beinmechanik verknüpfte Kraftrichtungen, deren jeweilige besondere Feinheiten in verschiedenem Grade dadurch zum Ausdruck kommen. Mit diesen Beispielen verglichen hat das Auftreten gesonderter medialer Dorsoventralmuskeln *dvm1* und *dvm2* in den flügeltragenden Segmenten nichts auffallendes; denn es entspricht der besonderen Beinmechanik in diesen Segmenten, daß die Muskelkraftlinien gerade am Innenrande der Hüfte spezialisiert sind. Ist doch der *dvm3* + *4* vom Hauptmuskel *dvm2* auch ventral getrennt (vgl. die Beispiele unter *a*) und wenn dies auch im Prothorax nicht so stark hervortritt, so kann auch hier die Beinmechanik als ein ausreichender Erklärungsgrund für die Trennung dieser beiden Muskeln angesehen werden.

Diese Betrachtung gibt uns also keinerlei Anhaltspunkte für die Annahme, daß in der tergalen Differenzierung der thoracalen Dorsoventralmuskeln eine Beziehung zur Anlage von Flügeln ausgedrückt sei, und die Entscheidung bleibt zunächst unsicher.

2) Stellt man sich also auf diesen Standpunkt, so gewinnt man auch aus dem

Vergleich der flügeltragenden Segmente mit dem Prothorax

keine Stütze zugunsten der Annahme einer tergalen Zerlegung der Dorsoventralmuskeln, welche speziell für den Flügel geltend gemacht werden könnte, zumal wenn man kinematische Gesichtspunkte zunächst für maßgebend halten muß. Denn es scheint mir durchaus unzulässig, bei der Untersuchung der prothoracalen Muskelverteilung von Argumenten auszugehen, die man einer spekulativen und zunächst durch keine zwingenden Tatsachen gestützten Annahme entlehnt. Eine solche Annahme ist aber die Frage nach der etwaigen atavistischen, auf Flügel gerichteten Entwicklungsgrundlage im Prothorax, — nach der Präexistenz eines Prothoracalflügels, ganz besonders in diesem Falle, in welchem man es mit einem so veränderlichen Organsystem, wie es Skelet und Muskulatur in der speziellen Ausgestaltung sind, zu tun bekommt, und zwar in einem Bezirk, der noch über die Flügellosigkeit hinaus in andrer Richtung so tiefgreifend und einseitig gegenüber den flügeltragenden Segmenten umgestaltet ist. Diese Frage gerade müßte zunächst einmal erst, auch von einem andern Ausgangspunkte aus, einigermaßen klargestellt werden, ehe man von ihr aus an die Beurteilung prothoracaler Muskelverteilung herantreten kann.

Es liegt daher von vornherein nahe, die Differenzierung der prothoracalen Muskeln sämtlich auf die Beinmechanik zurückzuführen, die ja hinsichtlich der Zerlegung der dorsoventralen Seitenmuskeln *IIdvm2* und *2a* (138, 139) so tätig gewesen ist. Und in der Tat, es kehrt im Prothorax sowohl ein dem *dvm1* analoger Teilmuskel des *dvm6* (131), als auch ein typischer Teilmuskel *dvm3 + 4* (134) des hinteren Stammuskels *dvm2* (133) wieder, mit besonders bei letzterem allerdings sehr veränderten Lagebeziehungen. Vergleicht man also die Beinmechanik und Muskelverteilung in den drei Thoracalsegmenten miteinander (vgl. S. 472, Abschn. b und c u. a. 1905), so geht daraus wohl hervor, daß die Zerlegung des vorderen und hinteren Dorsoventralmuskels in je zwei Teilmuskeln eine primäre, an die Grundzüge der Beinkinematik geknüpfte Organisation bedeutet, auch dann noch, wenn die Beinmechanik in den einzelnen Segmenten verschieden ist. Wieviel im Prothorax von den besonderen Abweichungen der Lagebeziehungen auf Rechnung von dessen spezieller Beinmechanik kommt, wird sich schwer nachweisen lassen.

Es wurde schon bei der Untersuchung der Imago (vgl. 1905, S. 473 oben) darauf hingewiesen, wie die gleichen Teilerscheinungen bei Bewegungsvorgängen unter gleichwertiger Beteiligung sämtlicher topographisch in Betracht kommender Muskelkategorien vollzogen werden. Die Betrachtung der einzelnen Segmente hat ferner gezeigt, daß die hauptsächlichen, quantitativ und qualitativ spezialisierten Kraftwirkungen sich zu folgendem Zusammenwirken vereinigen:

Im Prothorax unter Bevorzugung lateral nach hinten und auswärts gerichteter Bewegungsvorgänge auf den Außenrand und auf den Hinterrand der Hüfte unter Verstärkung der Trochanterbewegung in der Richtung nach hinten.

Im Mesothorax bei allseitiger Bewegungsspezialisierung besonders am vorderen und inneren Rande der Hüfte.

Im Metathorax anscheinend gleichfalls unter Bevorzugung nach hinten gerichteter Bewegungsvorgänge am inneren und äußeren Hinterrande der Hüfte.

Immerhin fällt es nach dieser Betrachtung auf, daß die Lagebeziehungen im Prothorax so abweichend gestaltet sind gegenüber ihrer so auffallenden Ähnlichkeit in den beiden flügeltragenden Segmenten, trotz der verschiedenen Beinmechanik der letzteren. Es muß also wohl ein besonderer Umstand hinzukommen, welcher diese Ähnlichkeit bedingt und die Wirkungsäußerung ausschließlich der Beinmechanik in den Muskelansatzstellen nicht völlig wiedergibt.

Gibt demnach auch die spezielle Betrachtung des Prothorax keine bestimmten Anhaltspunkte dafür, daß eine tergale Sonderung der Dorsoventralmuskeln *dvm1* und *dvm3+4* ausschließlich für die Flügelbildung in Betracht kommt, zeigt sie vielmehr, daß die Zerlegung der dorsoventralen Beinmuskulatur auch im flügellosen Prothorax principiell die gleiche ist, wie in den Thoracalsegmenten, abgesehen von den Lagebeziehungen der tergalen Ursprungsstellen, dass sie zudem noch weiter geht in der Zerlegung der dorsoventralen Muskulatur und in dem Auftreten eines epimeralen Trochantermuskels, so muß hieraus zwingend die Vorstellung gefolgert werden, daß die Anfänge der Flügelmechanik erst sekundär an tergale Differenzierungen einer als Beinmuskeln wirksamen Dorsoventralmuskulatur anknüpfen (vgl. 1905, S. 476f. und Anm. 9 zu S. 477 und S. 518 und Bd. CI, S. 524f. u. 526).

Sogar die Lagebeziehungen der tergalen Ansatzstellen solcher Beinmuskeln könnten vielleicht, noch ehe eine Flügelbildung eingetreten ist »zufällig« schon derartig sein, daß sie den mit der Flügelmechanik auftretenden Lagebeziehungen völlig gerecht würden, so daß eben vom ersten Stadium bis zu der Imago keine wesentlichen Verschiebungen mehr eintreten müssen (vgl. Bd. CI, S. 520, 523ff.).

Diese letzte Folgerung verursacht aber zugleich gewisse Bedenken, welche der Anlaß sind, das negative Ergebnis der bisherigen speziellen Betrachtungen gegenüber einer Reihe von Tatsachen mit allgemeiner Bedeutung darzulegen. Gerade durch den Zusammenhang mit solchen Tatsachen scheint sich die tergale Sonderung der dorsoventralen Muskeln und ihre Anordnung als nicht so zufällig zu erweisen, als es nach Gesagtem scheinen könnte. Diese Tatsachen sind folgende:

Die nur in den flügeltragenden Segmenten bestimmt mögliche Sonderung der beiden Muskelanteile des medialen Dorsoventralmuskels *dvm3+4* voneinander, welche im Mesothorax des Stadium 1 trotz des imaginalen Rückbildungszustandes noch deutlicher als in der Imago auftritt; man kann sie deshalb im letzteren allerdings wohl eher für einen Hinweis auf einen frühzeitig einsetzenden, aber nicht zur vollendeten Durchführung kommenden, auf Flügel gerichteten Entwicklungsvorgang auffassen, als für das Anzeichen einer Unabhängigkeit der Muskelzerteilung von der Flügelmechanik.

Die bereits erwähnte Ähnlichkeit der Lagebeziehungen in den beiden hinsichtlich der Beinkinematik verschiedenartigen Segmenten, im Einklang allerdings mit der Gleichheit in den Skeletbezirken.

Das Fehlen eines lateralen dorsalen Längsmuskels *dlm5* und eines undifferenzierten lateralen Seitenteiles im Mesonotum und im Metanotum (vgl. S. 742).

Die tergale Faltenduplikatur lateral von der medialen Dorsoventralmuskulatur im ersten Stadium (vgl. S. 633f., 641f.).

Das Vorhandensein einer Präsegmentallamelle *tv* am Vorderrande der Tergalplatten in den flügeltragenden Segmenten (vgl. hierzu 1905, S. 414 oben).

Die Auffassung der lateralen Dorsoventralmuskeln *ldvm1* und *ldvm2* (1905 *pm1—3* und *pm6*) und die damit verbundene kinematische Auffassung der thoracalen Pleuren, Dinge, die im folgenden Abschnitt näher behandelt werden sollen.

Alle diese, im Abschnitt über die Morphologie des Flügels S. 795 zusammengefaßt verwerteten Tatsachen weisen auf Umbildungen im tergalen Seitenbezirk hin, welche nur im Zusammenhang mit der Anlage von Flügeln verständlich sind. Es scheint daher auch gewagt zu sein, die tergale Sonderung der Dorsoventralmuskulatur **in ihrer charakteristischen Anordnung** ausschließlich auf die Beinmechanik zurückzuführen, vielmehr scheint diese frühzeitige Differenzierung gleichfalls auf einen vorgeschrittenen Zustand der Flügelanlage im ersten Stadium hinzudeuten (vgl. S. 798).

Immerhin geht aber aus der Schwierigkeit, die Beteiligung der Flügel- und Beinmechanik an der Differenzierung der Muskeln gegeneinander abzuwägen, also aus dem innigen und sich wohl gegenseitig bedingenden Zusammenhang der Flügel- und Beinmechanik hervor, daß die mit der Beinmechanik notwendige Differenzierung der Muskulatur ein primärer und maßgebender Faktor sein kann für die Anknüpfung der Flügelmechanik oder es gewesen sein muß (vgl. S. 783, 800, Bd. CI, S. 525ff.).

Hiermit ist die etwas umständliche Beweisführung beendet, deren folgerichtige Durchführung zur Beantwortung unsrer Spezialfrage notwendig erschien. Zugleich sollte damit auf die verwickelten kinematischen Beziehungen im Insektenkörper hingewiesen werden und zugleich auf die Gefahr, bei morphologischer Deutung von Skelet und Muskulatur mit schnell gefaßten »einleuchtenden Erklärungen« bei der Hand zu sein.

Die Pleuralmuskulatur.

(Unter Voraussetzung des Abschnittes auf S. 396, 1905.)

Allgemeine Übersicht und Charakterisierung der Pleuralmuskulatur in der Imago, auch im Vergleich mit dem ersten Stadium.

Gegenüber der für die Imago gegebenen Darstellung 1905 sind infolge neuer morphologischer Gesichtspunkte erhebliche Änderungen eingetreten. Die Muskulatur zerfällt nicht mehr wie 1905 allein in eine sternalpleurale und tergalpleurale, sondern jetzt, ganz entsprechend der abdominalen, in eine unterbrochene kurze — d. h. sternalpleurale und tergalpleurale — und in eine dorsoventrale lange Seitenmuskulatur. Während für erstere im Thorax gegenüber dem Befunde im Abdomen die 1905, S. 396 und 463 genannte, erhebliche Ungleichheit in der kinematischen Bedeutung besteht, behalten die seitlichen Dorsoventralmuskeln im Thorax wie im Abdomen in ihren beiden Endbezirken mechanische Aufgaben bei; wobei sie im imaginalen und im larvalen Thorax an den Teilmechanismen der Beinbewegung, im imaginalen Thorax zudem an denen der Flügelbewegung sich beteiligen, ganz entsprechend den je einseitig wirkenden unterbrochenen Seitenmuskeln. Im Abdomen des ersten Stadiums verhalten sich die Muskeln im allgemeinen wie in der Imago kinematisch gleichartig. Im Thorax aber fällt hinsichtlich der tergalen Ansatzstellen der in Betracht kommenden Seitenmuskeln bei einem Vergleich der Verhältnisse in der Imago mit dem Stadium 1 auf, daß vereinfachte Verhältnisse im letzteren vorliegen: Nicht aber etwa, daß im ersten Stadium der Mangel einer Differenzierung der einzelnen tergalen Skeletteile gegenüber der Imago einen Zustand herbeigeführt hätte, welcher im Abdomen mit seiner je einheitlichen Tergal- und Sternalplatte vorliegt! Denn konnten die einzelnen tergalen Skeletstücke, die Flügelgelenkteile im imaginalen Thorax gemäß ihrer Muskulatur noch als Abgliederungen vom Tergit aufgefaßt werden, so zeigt das erste Stadium als primärer Zustand zwar einmal, daß die betreffenden Muskeln an einheitlicher Tergalplatte ansetzen, d. h. daß jene Skeletteile aus einer einheitlichen tergalen Platte noch nicht herausgelöst sind; zudem zeigt es aber auch eine einheitliche Verbindung der durch die Ansatzstellen eben dieser dorsoventralen und tergalpleuralen Seitenmuskeln als tergal gekennzeichneten Bezirke mit der Platte der einheitlich chitinisierten thoracalen Seitenwand, mit einer Region, welche als sogenannte »Pleura« topographisch in einem gewissen Gegensatz zu dem durch eine Faltenduplikatur von der thoracalen Seitenwand abgesetzten medialen Tergit steht. Diese Vereinheitlichung entspricht also nicht der Erwartung, daß im larvalen Thorax etwa nach Art abdominaler Zustände eine freie tergale Platte entwickelt sei, daß etwa die Grenze zwischen Tergit und Pleura wenigstens scharf angedeutet sei und daß man von dieser Grundlage aus den Entwicklungsgang der Flügel, wie und an welcher Stelle, unter welchen Beziehungen zur Pleuralregion die Flügel nachembryonal entstehen, verfolgen könnte.

Diese eigentümlichen Verhältnisse erfordern es zunächst, den morphologischen Charakter der einzelnen Muskeln genannter Kategorien, besonders aber den der bereits als seitliche Dorsoventralmuskeln beschriebenen Seitenmuskeln einwandfrei zu begründen.

Die dorsoventralen Seitenmuskeln.

Seite
1. Übersicht über die hinsichtlich des Imaginalstadiums gegenüber der 1905 gegebenen Darstellung eingetretenen Veränderungen 754
2. Beweisführung für die morphologische Deutung und Stellung der lateralen Dorsoventralmuskeln . . . .
   α Notwendigkeit des Beweises 755
   β Mittel der Beweisführung 756
   γ Gegenstand der Beweisführung 756
   δ Voraussetzung der Ansichten von 1905 und deren Zusammenfassung . 757
   ε Beweisführung 761
      1) Fragestellungen 761
         a. Die seitlichen langen Flugmuskeln sind keine direkten Abkömmlinge der echten Dorsoventralmuskeln 761
         b. Die seitlichen langen Flügelmuskeln sind keine Teilmuskeln der sternalpleuralen Muskulatur 764
         c. Die seitlichen langen Flügelmuskeln sind Vertreter der besonderen Kategorie der seitlichen Dorsoventralmuskeln oder dorsoventralen Seitenmuskeln 772
      2) Der epimerale dorsoventrale Seitenmuskel 775
      3) Nachweis, daß der vierte lange Flankenmuskel *ldvm*4 (1905, *pm*4) ein dorsoventraler Seitenmuskel ist 777
         I. Zusammenfassung der Anschauungen über die Imago 1905, Bedenken Nr. 1—4 777
         II. Unmittelbarer Beweis 779
            a. Kinematische Begründung 780
            b. Morphologische Begründung 780
            c. Begründung durch Analogien 781
         III. Erweiterung der genannten Bedenken Nr. 1—4 782
            ad 1. Die Willkürlichkeit der Trennung 782
            ad 2. Die Beziehungen zur Gruppe des sternalpleuralen Muskels 783

Seite
ad 3. Unzutreffende Folgerungen für den Prothorax 784
ad 4. Bestätigungen speziell durch die Befunde am ersten Stad. 786
IV. Lage der Stigmen 788
ζ Abschluß der Beweisführung 789
3. Morphologische Folgerungen aus der Auffassung der episternalen und epimeralen langen Bein- und Flügelmuskeln als dorsoventrale Seitenmuskeln 790
a. Bedeutung für die Einteilung der Thoracalsegmente in zwei Bezirke . 790
b. Morphologisches über die Auffassung der Pleura 791
c. Folgerung für die morphologische Auffassung des Flügels 795
4. Vergleich der dorsoventralen Seitenmuskeln im ersten Stadium mit denen der Imago im einzelnen 796
5. Spezielle Betrachtungen über die im ersten Stadium und in der Imago übereinstimmend gegebene Differenzierungsart der lateralen Dorsoventralmuskulatur 797
a. Die dorsoventralen Seitenmuskeln an sich 797
1) Art der Verteilung und Bewertung derselben hinsichtlich der morphologisch kinematischen Wechselbeziehungen 797
2) Die Frage, ob die mit der Beinmechanik verknüpften Bedingungen der ventralen Differenzierung ausreichen, um auch tergal differenzierend zu wirken 800
b. Vergleich der Verteilung der lateralen Dorsoventralmuskulatur mit jener der sternalpleuralen Muskeln 801
c. Vergleich der Verteilung der dorsoventralen Seitenmuskeln mit jener der medialen Dorsoventralmuskeln 802
d. Vergleich der dorsoventralen Seitenmuskulatur im Thorax mit jener im Abdomen 803

1. Übersicht über die hinsichtlich des Imaginalstadiums gegenüber der 1905 gegebenen Darstellung eingetretenen Veränderungen.

Diese auch als laterale Dorsoventralmuskulatur zu bezeichnende neue Kategorie konnte auf Grund der imaginalen Befunde nicht als solche erkannt werden. Da aber infolge Fortbestehens der inneren Dorsoventralmuskulatur im Abdomen noch zu Beginn des ersten Stadiums die Homologie der letzteren mit der thoracalen medialen Dorsoventralmuskulatur ersichtlich wurde und dadurch die imaginalen Dorsoventralmuskeln der abdominalen Flankenhaut sich als eine neue Kategorie, nämlich die einer seitlichen Dorsoventral-Muskulatur herausstellten, wurde es möglich, im Thorax für diese neue Kategorie jene seitlich gelegenen Muskeln in Betracht zu ziehen, für welche schon 1905 ein dorsoventraler Charakter zum Teil erwiesen wurde (vgl. hierzu S. 697 und weiteres in der Zusammenfassung über die Pleuralmuskulatur Bd. CI, S. 604 ff.).

Dies betrifft die 1905 provisorisch als sternalpleurale geführten ersten bis dritten und den sechsten Seitenmuskel *pm1*, *2* und *3* (59—61), den *ldvm2* (63, *pm6*) und den vierten Seitenmuskel *ldvm4* (62, *pm4*). Sie müssen jetzt folgendermaßen bezeichnet werden, die sogenannten »primären« Muskeln sind dabei hervorgehoben:

Episternale Gruppe	*pm1*	jetzt	*ldvm1*
	pm2	»	*ldvm1a*
	pm3	»	*ldvm3*
	pm4	»	***ldvm4***
Epimerale Gruppe	*pm6*	»	***ldvm2***.

Im Vergleich der Imago mit dem ersten Stadium fällt es auf, ähnlich wie bei den medialen Dorsoventralmuskeln (vgl. S. 743), daß auch diese seitliche Dorsoventralmuskulatur bereits im ersten Stadium wider Erwarten in allen Einzelheiten differenziert vorliegt. Auf das Wesen dieser Differenzierung kommen wir an späterer Stelle besonders zurück (vgl. S. 797).

2. Beweisführung für die morphologische Deutung und Stellung der lateralen Dorsoventralmuskeln.

α. Notwendigkeit des Beweises.

Wenn es auch beim ersten Anblicke selbstverständlich erscheinen möchte, daß die im Abdomen als gesonderte Kategorie auftretende laterale Dorsoventralmuskulatur auch im Thorax vertreten sein müsse, und dafür nur die genannten Muskeln *ldvm1—4* in Betracht kommen können, so erfordert diese Annahme eine besondere Beweisführung. Denn einmal ist es gewagt, die im Abdomen vorliegenden Verhältnisse, trotz der vielen Übereinstimmungen ohne weiteres auf die veränderten Bedingungen im Thorax zu übertragen. Sodann ist eine exakte Deutung dieser Muskeln bisher noch nicht versucht worden: Zwar wird die 1905 gegebene Deutung im wesentlichen bestätigt, aber durch die im Abdomen gemachten Entdeckungen in einer speziellen Richtung wieder verändert. Ferner gelang der Beweis nur für die episternalen langen Flügelmuskeln, er gelang nur hypothetisch für den epimeralen dorsoventralen Seitenmuskel, und für den langen Hüftmuskel *ldvm4* (*pm4*) wurde er überhaupt garnicht versucht. Schließlich hängt von der Deutung dieser Muskeln die Entscheidung wichtiger morphologischer Fragen und eine Reihe allgemeiner Gedanken ab. Von ersteren seien abgesehen von der Gesamtmorphologie des Thorax und des Abdomens ganz besonders genannt: Die Frage nach der Deutung der Flügel, ferner des Halsschildseitenlappens, der Tracheenkiemen im Vergleich mit dem Flügel, die Auffassung von der Abgrenzung tergaler und pleuraler Bezirke und andre. Von letzteren gehören z. B. hierher die Bedeutung der kinematischen Vorgänge in ihren Beziehungen zur morphologischen Grundlage des Bewegungssystems der Insekten, die Gesetzmäßigkeiten, in welchen hinsichtlich der Verteilung der Muskelkategorien in kinematisch differenzierten Teilgebieten die morphologische Grundlage dennoch hervortritt, ferner die Auffassung der Metamorphose des *Gryllus domesticus* und vielleicht der Epimorphen und der Hemimetabolen überhaupt.

Die bisher allgemein übliche Annahme von der pleuralen Natur des gesamten, unterhalb der Flügelwurzel befindlichen, bis zur Ursprungsstelle der Beine sich erstreckenden Bezirkes der thoracalen Seitenwand, ließ für die langen *ldvm*-Seitenmuskeln zunächst nur den pleuralen und zwar den sternalpleuralen Charakter zu, da sie unterhalb der Flügelwurzel entspringen. Der Nachweis des dorsoventralen Charakters dieser auffällig langen Seitenmuskeln muß daher, unabhängig von den für das Skelet bisher gültigen Voraussetzungen, aus der Muskulatur selbst heraus geschehen. Da die abdominale Muskulatur 1905 dafür keine Anhaltspunkte gab, so wurde dies damals durch direkte Beziehungen und durch die Analogien zwischen den beiderseits des Flügels ansetzenden Muskeln wahrscheinlich zu machen gesucht. Ein andrer Beweis war an der Imago gar nicht möglich; denn im Abdomen gibt es dort nur eine einzige Art dorsoventraler Muskulatur und diese wurde füglich mit den thoracalen Dorsoventralmuskeln der Imago homologisiert. Die damalige, immerhin etwas umständliche Beweisführung ist nicht mehr nötig, da der Übergangszustand des ersten Stadiums in den betreffenden Segmenten zwei Kategorien dorsoventraler Muskeln aufweist, deren Differenzierung eine analoge ist.

β. Mittel der Beweisführung.

Die Beweisführung ist gegründet auf alle Tatsachen und Folgerungen, die bisher an andern Stellen gemacht wurden und in der Gesamtanwendung dieser Ergebnisse, die ja zu Gedankengängen allgemeinerer Natur oft Anlaß gaben. Der Beweis beruht besonders auf der bisher durchgeführten Auffassung des einzelnen Muskels als ein individuelles Gebilde.

γ. Gegenstand der Beweisführung.

Der Beweis erstreckt sich zunächst auf die ersten, dritten und den zweiten Seitenmuskel, also auf die *ldvm1* (*pm1*), *ldvm1a* (*pm2*), *ldvm3* (*pm3*), *ldvm2* (*pm6*), deren Stellung schon bei Betrachtung des imaginalen Thorax zu besonderen Erörterungen Anlaß gab. Bei der Beweisführung bleibt wiederum der *ldvm2* zunächst unberücksichtigt, weil die episternalen Muskeln zunächst die meisten Anhaltspunkte bieten. Der *ldvm2* kommt erst in zweiter Linie an die Reihe; es wurde für ihn schon 1905 die Charakterisierung als Dorsoventralmuskel versucht, sie konnte aber bei dem Mangel direkter Beziehungen nicht exakt genug durchgeführt werden (vgl. 1905, S. 477, 490). Erst in letzter Linie wird in einem besonderen Abschnitte der vierte dorsoventrale Seitenmuskel behandelt, da zu seiner Beurteilung die Sicherstellung einer seitlichen Dorsoventralmuskelkategorie überhaupt im Thorax erforderlich ist.

Es lassen sich dabei hier und da einige Wiederholungen nicht vermeiden, weil die einzelnen Gesichtspunkte für sich in besonderen Abschnitten besprochen werden müssen und dabei jedesmal einer Voranstellung der oft für verschiedene Punkte gemeinsamen Voraussetzungen bedürfen.

δ. Voraussetzung der Ansichten von 1905.

Erst auf Grund der Untersuchungen am ersten Stadium hat sich herausgestellt, daß die in der Bearbeitung der Imago 1905 für echte, d. h. im jetzigen Sinne mediale Dorsoventralmuskeln gehaltenen Seitenmuskeln *ldvm* in der abdominalen Flankenhaut einer besonderen lateralen Kategorie von Dorsoventralmuskeln angehören. Es wurde also damals die Einteilung der Muskulatur der abdominalen Flankenhaut in nur zwei Kategorien, nämlich die sternalpleurale und die tergalpleurale, durchgeführt; dieses Schema der Abdominalmuskulatur wurde der thoracalen Pleuralmuskulatur zugrunde gelegt mit demselben Rechte, welches in seiner Allgemeingültigkeit durch die vorliegenden Untersuchungen schon an andern Stellen vollauf bestätigt wurde.

Die nähere Betrachtung der »sternalpleuralen« Flankenmuskulatur im Thorax, d. h. der überaus reichlichen lateralen Beinmuskulatur im Thorax ergab zweierlei auffälliges: Einmal die im Verhältnisse zu andern Stellen der thoracalen und abdominalen Muskulatur ungewöhnlich reiche Versorgung der Beinmechanik durch Muskeln einer einzigen Kategorie (vgl. 1905, S. 469 oben), sodann das verschiedene Verhalten der Beinmuskulatur im Bereich ihrer oberen Ursprungsstellen. Man konnte zunächst zwei Gruppen von Muskeln unterscheiden, welche durch die große Entfernung ihrer Ursprungsstellen an der thoracalen Seitenwand und durch charakteristische Form sich unterschieden:

a. Mittelkräftige, kurze, breite, platte Teilmuskeln der tief sternalwärts entspringenden *pm5*-Gruppe.

b. Lange, schmale, im Querschnitt mehr oder weniger runde, sehr kräftige, hoch oben in der »Pleurenregion« beginnende Muskeln, die *pm1—4,* sowie der *pm6,* d. h. die *ldvm1—4.*

Die Teilmuskeln beider Gruppen verhielten sich am sternalen Ende in solcher Weise, daß dort, wo ein Muskel der einen Gruppe ansetzte, auch ein Muskel der andern Gruppe an den Teilmechanismen der Beinbewegung sich beteiligte.

In der letzteren Gruppe der langen Muskeln lag ein weiterer beträchtlicher Unterschied darin, daß einer dieser Muskeln, *pm4 = ldvm4,* wiederum an der festen thoracalen Seitenwand entsprang und zwar ein wenig tiefer als die vier übrigen Muskeln, die *pm1—3 = ldvm1, 1a* und *3* und der *pm6 = ldvm2,* welche an weniger — Episternalgelenkplatte *ep* (1904, S. 316, 1905, S. 660) — bzw. mehr — vordere Epimeralgelenkplatte *p1* (1904, S. 317, 1905, Fig. 3—8, S. 655 und 657) — frei abgelösten Skeletteilen der thoracalen Seitenwand, hoch im Flügelgelenkbezirk entsprangen.

Für drei der letzteren Muskeln, den ersten bis dritten Seitenmuskel *pm1—3 = ldvm1, 1a* und *3,* also ganz hoch beginnende Flügelmuskeln, wurde der Nachweis geliefert, daß sie sich wie dorsoventrale Muskeln verhalten. Ihre tergale Differenzierung aus der Masse echter Dorsoventralmuskeln heraus wurde als die Begleiterscheinung des Auftretens von Flügeln als tergale Faltenbildungen gedeutet und es wurde dies durch die im Prothorax herrschenden Verhältnisse im Auftreten dieser Muskeln (S. 469 unten) gestützt. Obwohl es nicht angängig erschien, die sternale Differenzierung dieser seitlichen Flügelmuskeln im Bereiche der Hüfte an den Trochantin allein als eine sekundäre Folgeerscheinung nach dem gesonderten Auftreten der Muskeln als Flügelmuskeln aufzufassen (vgl. 1905, S. 475, Stufe 4 und Abschn. d. Anfang), sondern indem der Beinmechanik an sich ein vielleicht primärer, d. h. bestimmender Einfluß für diese Differenzierung zugeschrieben werden mußte, so konnten dennoch über das Verhalten der Bein- und Flügelmechanik in ihrer Bedeutung für das Auftreten dieser Muskeln keine sicheren Anhaltspunkte gewonnen werden; — Erwägungen, die bereits bei der Betrachtung der Dorsoventralmuskulatur S. 746 auftraten und am Schluß zusammengefaßt werden sollen, S. 800. Trotz der Möglichkeit einer bereits primär gegebenen sternalen Zerlegung dieser Muskeln gemäß den Aufgaben der Beinbewegung wurde also doch die völlige Sonderung dieser

Muskeln zunächst aus dem Bedürfnisse der Flügelmechanik hergeleitet. Denn es fehlte erstens die Möglichkeit, eine laterale Dorsoventralmuskulatur als primär gegeben vorauszusetzen: Der seinerzeit gegebene Hinweis auf die abdominale Differenzierungsart (S. 468, letzte Zeile usw.) und ein primär gemeinsames Zusammentreffen dorsoventraler und pleuraler Muskulatur im Seitenbezirk des Abdomens (vgl. S. 469, Abs. 2, letzte Zeilen) trifft zwar für dorsoventrale Seitenmuskeln — wie vorliegende Untersuchungen zeigen —, nicht aber für eine innere, mediale Dorsoventralmuskulatur zu, von der damals für den Thorax allein die Rede war, und die niemals als solche am Seitenrand der tergalen und sternalen Platten auftritt. Jener Hinweis bezog sich eben auf die damals als solche nicht erkannten dorsoventralen Seitenmuskeln im Abdomen, die im Thorax und im Abdomen, wenigstens im spätembryonalen und im nachembryonalen Zustande des Tieres, ganz getrennt zu halten sind.

Zweitens erscheint es gewagt, eine Differenzierung, d. h. Verlagerung von Muskeln gerade der medialen Dorsoventralkategorie an den Seitenrand der Hüfte aus den Bedürfnissen der Beinmechanik heraus als primär und als notwendig anzunehmen; denn die mediale Dorsoventralmuskulatur, die am medialen Hüftrand verteilt ist, trifft eben, wie gesagt, nicht mit sternalpleuraler Muskulatur zusammen, woraus allein ihre primäre Beteiligung an der lateralen Beinbewegung schon unverständlich ist. Eine Notwendigkeit ihrer sekundären Beteiligung liegt nicht vor, da ja die sternalpleurale Muskulatur den Aufgaben der lateral gerichteten Bewegung allein völlig genügen kann. Wurde doch aus einer solchen lateral gerichteten Beinmechanik heraus die bedeutende Verlängerung der Fasern des als sternalpleuraler Muskel aufgefaßten *pm4* = *ldvm4* erklärt, und die Möglichkeit, es könne auch dieser nur graduell unterschiedene Muskel ein dorsoventraler, aber pleural verlagerter Muskel sein, inkonsequenterweise garnicht in Betracht gezogen (vgl. die Fortsetzung dieses Gedankenganges S. 777), trotz seines Gegensatzes zum *pm5* und des nur graduellen Unterschiedes von dem *ldvm1—3* (*pm1—3*). Die damals angenommene Möglichkeit an sich einer Verlagerung von Dorsoventralmuskulatur sekundär an den Seitenrand der Hüfte hat bei dem Bestehen von Verschiebungsmöglichkeiten und Wanderungen der Muskelansatzstellen überhaupt (vgl. S. 705) zwar nichts Unwahrscheinliches an sich; sie ist aber in diesem Falle spekulativ unn in nur beschränktem Maße zu erwarten, wenn es sich dabei um schärfer ausgeprägte Differenzierungen im Skelet handelt. Nach den jetzigen Anschauungen ist die Entstehung der Trochantinmuskulatur *ldvm1* und *1a* als durchaus primär gegenüber ihrer Differenzierung als Flügelmuskeln anzunehmen.

So sicher also auch der allgemeine dorsoventrale Charakter jener seitlichen Flügelmuskeln festgestellt werden konnte, so führte dennoch die spezielle Verfolgung dieser Tatsache zu gewissen Inkonsequenzen (Nichtberücksichtigung des *ldvm4*) und zu den soeben angedeuteten bedingten Vorstellungen, so daß der dorsoventrale Charakter des epimeralen Muskels *ldvm2* (*pm6*) bei dem Mangel direkter Beweise auf jeden Fall hypothetisch bleiben mußte, obwohl er im epimeralen Bezirk dem episternalen Muskel durchaus entspricht.

Mit der Feststellung des dorsoventralen Charakters dieser »seitlich verlagerten« Flügelmuskeln *ldvm1, 1a, 3* (*pm1, 2, 3*) ergab sich für sie der Begriff der »scheinbaren Pleuralmuskeln oder unechten Dorsoventralmuskeln«. Die Gründe für den dorsoventralen Charakter der seitlichen Flügelmuskeln sind zusammengefaßt folgende:

1) Ihr nahes Zusammentreffen im vorderen Gelenkbezirk des Flügels mit den medialen Dorsoventralmuskeln. Diese Begründung trifft auch jetzt noch zu.

2) Ihr Gegensatz zum *pm5* und *ldvm4* (*pm4*) durch ihren hochgelegenen Ursprung und als Flügelgelenkmuskeln. Der Gegensatz zum *pm5* ist auch jetzt noch gerechtfertigt. Die den Gegensatz zum *ldvm4* betonenden Gründe sind dagegen nicht stichhaltig.

3) Der direkte Beweis, der in dem gleichzeitigen, sehr eng benachbarten Auftreten des *IIldvm14* und *IIdvm7* im Mesothorax liegt, jener Muskeln, welche außer ihrer Nachbarschaft auch durch ihre gleiche histologische Beschaffenheit sich von den übrigen dorsoventralen Muskeln unterschieden. Sie schienen als Teilungsprodukte eines einzigen Muskels aufzutreten und dadurch auf jene Teilungsvorgänge innerhalb der echten Dorsoventralmuskulatur hinzuweisen, welche tergal mit dem Auftreten der Flügelduplikatur denkbar waren. Wenn auch bereits damals der Grundsatz der äquivalenten Beteiligung von Muskeln verschiedener Kategorien in gleichen Bewegungsbezirken (vgl. 1905, S. 469) erkannt und angewandt wurde, so war es doch noch ungewiß, ob allein aus diesem Prinzip heraus eine neue Kategorie von Muskeln aufgestellt werden dürfe.

Dieser Beweisgrund wird also damit hinfällig, daß der *ldvm14* und der *dvm7* sich als Muskeln verschiedener Kategorien erweisen, indem auf Grund der Befunde im ersten Stadium der *ldvm14* der dorsoventralen Seitenmuskulatur zugewiesen werden muß; so daß also seine auffallenden Beziehungen zunächst nicht durch Teilungserscheinungen zu erklären sind, sondern der besonderen verwandtschaftlichen Stellung der beiden getrennten Muskelkategorien entsprechen.

4) Schließlich die Annahme der Verlagerung bzw. Wanderung von Muskelfasern. Obwohl die Möglichkeit einer solchen sich bestätigt, so darf dieser Gesichtspunkt bei morphologischen Schlüssen in nur sehr eingeschränktem Maße verwendet werden, wie bereits angedeutet wurde (vgl. auch S. 705, 771, 776).

ε. Beweisführung.

Der nachfolgende Beweis erstreckt sich nun auf

1. folgende Fragestellungen:

a. Entweder sind die seitlichen langen Flügelmuskeln als Abkömmlinge der echten Dorsoventralmuskulatur selbst echte mediale Dorsoventralmuskeln, und es fehlt alsdann im Thorax im Unterschiede zum Abdomen die Kategorie der seitlichen Dorsoventralmuskeln in einer ähnlichen Weise, wie in den Thoracalsegmenten der im Abdomen vorhandene fünfte dorsale Längsmuskel *dlm5* (vgl. S. 742) in der Imago sowohl, wie im Stadium 1 fehlt, oder

b. die seitlichen langen Flügelmuskeln sind Teilmuskeln der sternalpleuralen Muskulatur, speziell des *pm5* und sie sind alsdann durch die speziellen Anforderungen der Beinmechanik verlängerte Muskeln. Der in diesem Falle nicht als eine rein tergale Duplikatur nachweisbare Flügel würde sekundär an diese Muskulatur anknüpfen oder der Flügel würde als rein pleurale Duplikatur selbst die primäre Ursache für die Verlängerung dieser seitlichen Muskelfasern und für die tergale Verschiebung des ganzen Bewegungsapparates sein; oder endlich

c. die langen seitlichen Flügelmuskeln sind Vertreter einer besonderen Muskelkategorie, die — gegenüber den Ergebnissen 1905 neu aufgestellt — eine Übereinstimmung der prinzipiellen Muskelverteilung im Thorax und im Abdomen ergibt. Dies würde die Möglichkeit einer ausreichenden Beurteilung der Beinmuskulatur zur Folge haben, die Flügel würden noch sicherer, als es seiner Zeit auf Grund der imaginalen Befunde geschehen konnte, als rein tergale Faltenbildungen gekennzeichnet werden können, und für die im Prothorax vorliegenden Entwicklungszustände würde eine zwanglosere Begründung möglich sein.

ad a. Zur ersten Fragestellung: Die seitlichen langen Flügelmuskeln sind keine unmittelbaren Abkömmlinge der echten medialen Dorsoventralmuskeln.

Diese Erwägung bietet vorwiegend hinsichtlich der allgemeinen

Morphologie des Thorax Interesse, indem es speziell für die Flügelmorphologie, d. h. für die tergale Natur der Flügel gleichgültig ist, ob die *ldvm1—4* (*pm1—4* und *6*) Abzweigungen einer medialen oder lateralen Dorsoventralmuskulatur sind.

Der Beweis vorliegender Annahme hängt unmittelbar ab von dem Nachweis, ob das Vorhandensein einer Kategorie dorsoventraler Seitenmuskeln ganz allgemein für den Thorax zulässig ist oder nicht. Man müßte auf die Auffassung, daß die seitlichen Flügelmuskeln Abkömmlinge der medialen Dorsoventralmuskulatur seien, zurückkommen, falls eine solche Seitenmuskulatur nicht zulässig ist. Wären also diese seitlichen Flügelmuskeln unmittelbare Teilprodukte der inneren Dorsoventralmuskulatur, so müßte man sich denken, daß eine laterale Dorsoventralmuskulatur mit den Rückbildungen im tergalen Seitenbezirk welche durch den Wegfall der lateralen dorsalen Längsmuskulatur *dlm5* ausgedrückt sind, gleichfalls in Wegfall kam. Womit aber hängen diese Rückbildungserscheinungen zusammen? Ohne Zweifel mit dem Auftreten der Flügel in dem der lateralen Längsmuskulatur zugewiesenen Seitenbezirke. Während das Fehlen thoracaler lateraler Längsmuskeln (etwa als direkter Flügelmuskeln) zeigt, daß die laterale dorsale Längsmuskulatur für die Mechanik der Flügel bedeutungslos ist, erscheint eine lange seitliche Dorsoventralmuskulatur gerade ganz besonders geeignet, und zwar durch ihre am äußersten Seitenrande des Tergits befindliche Stellung, lateral von diesem Flügelansatzbezirk gegenüber der ebenso geeigneten inneren Dorsoventralmuskulatur an der Innenseite der Flügel.

Würden also die seitlichen Dorsoventralmuskeln mit der räumlichen Reduktion im tergalen Seitenbezirk fehlen, so würde das Fehlen der für die Pleurenregion so charakteristischen und kinematisch anscheinend so wichtigen, kräftigen langen Seitenmuskulatur gegenüber dem Fortbestehen sternalpleuraler und tergalpleuraler Seitenmuskeln sehr auffallen. Denn in der beweglichen abdominalen Flankenhaut trat zwar die seitliche Dorsoventralmuskulatur, welche im ersten Stadium relativ stärker ausgebildet ist als in der Imago (vgl. S. 651ff., Nr. 7), kinematisch zurück hinter der der Atmung und der intersegmentalen Verbindung dienenden unterbrochenen Flankenmuskulatur, wobei es ohne weiteres verständlich ist, warum gerade die letztere im Zusammenhang mit diesen, das Abdomen in spezieller Richtung charakterisierenden Bewegungserscheinungen besonders geeignet erscheint. Im Thorax hingegen dürfte gerade die unterbrochene Seitenmuskulatur zurückstehen hinter der dorsoventralen Seitenmuskulatur eben zugleich deswegen, weil die Flanke starr ist und weil bedeutende kinematische Aufgaben nicht innerhalb der Flankenregion, sondern erst jenseits dieser starren Pleuralregion an beiden Seiten, gleichzeitig mit der Anlage der Beine und Flügel auftreten; sie würde zurücktreten auch in Übereinstimmung mit der allgemeinen Beobachtung, daß lange Muskeln für solche Aufgaben in hervorragender Weise geeignet sind. Gerade aber dieser Umstand, daß im Abdomen der Zusammenhang zwischen den kinematischen Aufgaben und der Muskulatur auch in den nachembryonalen Größenverschiedenheiten so fein abgestuft zum Ausdruck kommt, läßt die Möglichkeit nicht zu, daß die seitlichen Dorsoventralmuskeln im Thorax noch weniger bedeutungslos seien als im extremitätenlosen Abdomen oder daß sie etwa gar fehlen. Das Nichtvorhandensein der bedeutendsten Seitenmuskulatur — analog der lateralen dorsalen Längsmuskulatur *dlm5* — würde, in Übereinstimmung mit dem in der Halshaut vorliegenden Sachverhalt, vgl. Bd. CI, S. 574, einen Rückschluß auf die Rückbildung der Pleuralregion erforderlich machen, von der doch bei der topographisch bedeutenden Ausbildung dieser Region keine Rede sein kann. Dann müßten auch im Thorax die typisch wiederkehrenden tergalpleuralen und sternalpleuralen Muskeln fehlen, und sämtliche mechanischen Aufgaben in den sternalen und tergalen Bezirken müßten der medialen Dorsoventralmuskulatur und der Längsmuskulatur anheimgefallen sein (vgl. *dlm1—4* [48—51], und *vlm2*, 46). Daß aber schon in allen Abdominalsegmenten die typischen drei Kategorien der Flankenmuskulatur tergal, sternal und pleural ihre Aufgaben haben, zeigt speziell das Verhalten der Muskulatur an der Parasternalplatte im vorderen Abdomen; es zeigt, wie jene Muskeln sich an allen kinematischen Spezialerscheinungen beteiligen, sobald solche in ihrem Bereich auftreten (S. 702, 781).

Es ist somit schon aus diesen Gründen nicht möglich, die seitlichen Flügelmuskeln als Abkömmlinge der medialen Dorsoventralmuskulatur zu erklären. Ferner:

Da im ersten Stadium die Stellung der thoracalen seitlich dorsalen Längsmuskeln *IIIdlm3* und *4* (50, 51) zum Ansatzgebiet der zerlegten medialen Dorsoventralmuskulatur genau in den im abdominalen Tergit vorliegenden Lagebeziehungen zur undifferenzierten medialen Dorsoventralmuskulatur wiederkehrt, so ist es schon aus diesem Grunde unmöglich, die bereits im Stadium 1 weitab seitlich gelegenen langen seitlichen Flügelmuskeln zur medialen Dorsoventralmuskulatur in direkte Beziehung zu bringen. Indem bereits hier also der Gegensatz des noch ungestörten medialen Tergalbezirks zu einem veränderten Lateralbezirk auftritt und die seitlichen langen Flügelmuskeln dem Außenteile des letzteren Bezirkes zugeteilt sind, kommt der Begriff »seitliche Dorsoventralmuskulatur« ohne weiteres in Anwendung, für die genannten Muskeln sowohl, wie auch für den epimeralen langen Seitenmuskel *ldvm2* (*pm6*).

Dem gegenüber fällt der etwaige Hinweis auf die Formverschiedenheit der platten abdominalen langen Seitenmuskeln gegenüber den mehr quer-rund und massig ausgebildeten dorsoventralen Muskeln im Thorax als Einwand nicht ins Gewicht.

ad b. Zur zweiten Fragestellung: Die seitlichen langen Flügelmuskeln sind keine Teilmuskeln der sternalpleuralen Muskulatur.

Von der Entscheidung dieser Frage hängt auch die Frage nach der Natur der Flügel unmittelbar ab. Die Erörterung bezieht sich zunächst gleichfalls auf die episternalen langen Flügelmuskeln — *pm1—3* = *ldvm1*, *1a*, *3* —, da sie durch ihre Differenzierung greifbare Anhaltspunkte bieten.

Rückblick auf die Begründung von 1905. Für diese Muskeln war bei der Betrachtung des Imaginalstadiums zunächst angenommen worden (vgl. 1905, S. 467ff.), daß sie dem topographischen Befunde gemäß als pleurale Muskeln, speziell sternalpleurale, und aus den Bedürfnissen der Bein- oder Flügelmechanik heraus gegenüber den kurzen Beinmuskeln *pm5a—c* physiologisch verlängert seien. Denn das gemäß der Muskelverteilung im Abdomen gewonnene Schema ließ, auf den Thorax angewandt, damals nur die Wahl zwischen sternalpleuraler oder tergalpleuraler Flankenmuskulatur zu. War doch die Voraussetzung einer Kategorie seitlicher Dorsoventralmuskeln nicht gegeben, so daß bei der Berechtigung zunächst zu jener Vorannahme erst in zweiter Linie erörtert werden konnte, ob die langen Seitenmuskeln etwa dorsoventraler Natur seien. Dabei wurde der sternalpleurale Charakter der seitlichen langen Beinmuskeln *ldvm4* (*pm4*) und der kurzen Beinmuskeln *pm5* als feststehend angenommen. Der Nachweis des dorsoventralen Charakters gelang leichter für die episternalen Muskeln, schwieriger für den langen epimeralen Seitenmuskel *ldvm2* (*pm6*), dessen dorsoventrale Natur auch nach dem Vergleich mit dem Prothorax noch hypothetisch bleiben konnte.

Wenn nunmehr auch auf Grund des durch die Kenntnis des ersten Stadiums gewonnenen Materials die dorsoventrale Seitenmuskulatur allgemein als gegeben vorausgesetzt werden kann, so muß die damalige Beweisführung jetzt um so mehr ergänzt werden, als jetzt sogar der lange Beinmuskel *pm4* = *ldvm4* im Verdacht steht, nicht sternalpleural zu sein. Außerdem könnte ohne einen solchen Beweis bei den engen Beziehungen des *ldvm4* zum Trochantermuskel *ldvm3* im ersten Stadium die dorsoventrale Natur des *ldvm3* wieder zweifelhaft erscheinen (vgl. S. 784—786ff).

Da es bei logischem, der damaligen Beweisführung entsprechendem Vorgehen nicht statthaft ist, den 1905 vollzogenen Beweis für die dorsale Natur der Flügel als gegeben vorauszusetzen, so fällt dieses Argument fort.

Damals bestand ein wichtiger Anhaltspunkt für die Ablehnung der *ldvm1*, *1a* und *3* als Teilmuskeln des sternalpleuralen *pm5* darin (vgl. 1905, S. 467, 2 und S. 468, Abs. ad 2), daß, wenn sternalpleurale Muskulatur durch sekundäre Teilung neue Muskeln für die Flügelmechanik abgeben würde, diese doch füglich sich von dem vierten Muskel *ldvm4* (*pm4*) abteilen müßten; denn dieser Muskel scheint durch seine unmittelbare Nachbarschaft am Flügelgelenkbezirk viel geeigneter zur Anknüpfung der Flügelmechanik als die kurzen *pm5*. Da die Ableitung von *ldvm4* nun nicht möglich war und die *pm5* auf keinen Fall in Betracht kamen, so waren die *ldvm1*, *1a*, *3* (*pm1—3*) daher auch keine sternalpleuralen Seitenmuskeln. Wenn man nun auch annehmen könnte, daß *ldvm4* erst nachträglich — nach dem Auftreten der Flügelmuskeln — für sich verlängert sei oder, daß die Flügelbewegung gerade an sekundäre, d. h. für die Beinmechanik weniger wichtige Muskeln anknüpft, so sind diese Einschränkungen doch viel zu gezwungen, als daß die 1905 gegebene Begründung nicht stichhaltig wäre. Die Verwertung des *ldvm4* (*pm4*) aber für unsre Frage ist jetzt deshalb nicht mehr angängig, weil seine sternalpleurale Natur im höchsten Grade zweifelhaft geworden ist.

Indirekte Beweisführung.

Folgendes Schema sei vorangestellt zur Veranschaulichung der sich gegenseitig entsprechenden Anordnung der in Frage kommenden Muskeln, und in welcher Weise sie sich unter tergaler Trennung ventral gemeinsam verhalten. (Vgl. nebenstehendes Schema.)

Angenommen, die langen seitlichen Flügelmuskeln seien sekundär aus der sternalpleuralen *pm5*-Muskulatur entstanden durch Teilung eines jeden Teilmuskels und durch spezielle Anforderungen der speziellen Beinmechanik physiologisch verlängert. Es ergeben sich nunmehr zweierlei Möglichkeiten:

1) Erste Möglichkeit: Die Muskeln sind auf Grund der

Anforderungen der Beinmechanik als primärer Ursache im tergalen Bezirk je zweiteilig geworden. Der Flügel entsteht unabhängig und entfernt von ihnen an andrer Stelle, etwa an der Grenze des Tergits und der Pleuren, als tergale Seitenlappenbildungen usw., als solche knüpft er erst sekundär an die auf Grund der Beinmechanik verlängerten Muskeln an.

a. Zunächst ist zu erwägen, ob es wohl vorkommt, daß Muskeln einer gleichen Kategorie an ihrem Ursprungsort derart scharf und entfernt getrennt sind, ohne daß dort besondere mechanische Aufgaben vorliegen.

Bei Besprechung dieser Frage, hinsichtlich der Dorsoventralmuskulatur (vgl. S. 746—751), konnte eine solche Möglichkeit zwar nicht in Abrede gestellt, die Frage aber auch nicht geklärt werden. Mußte dort immerhin schon die Wahrscheinlichkeit zugelassen werden, daß eine tergale Differenzierung auf flügelmechanische Beziehungen hinweisen kann, so scheint die unverhältnismäßig bedeutendere und gegensätzlichere Trennung zwischen den tergalen Ursprungsstellen der langen und kurzen Seitenmuskeln anzudeuten, daß jene erst mit dem Flügel, an diesen anknüpfend, differenziert auftreten müßten, und zwar in dem Falle, daß sie aus der sternalpleuralen Kategorie sich herleiten.

Dem widerspricht nun der *ldvm4* (*pm4*), der — falls er wirklich ein sternalpleuraler Muskel sein sollte — auch ohne Bezugnahme auf den Flügel als Beinmuskel aus *pm5a* entstanden zu denken sein würde. Da aber *ldvm4* (*pm4*) vermutlich kein sternalpleuraler Muskel ist, so bleibt die Möglichkeit der Zweiteilung der sternalpleuralen Muskeln allein auf Grund der Beinmechanik, unbewiesen. Zwar zeigt im Stadium 1 *pm4* (62) selbst wiederum die S. 724 besprochene Zweiteilung auf Grund verschieden gerichteter Teilkräfte der Beinmechanik; diese Zweiteiligkeit ist aber anders geartet als die, um welche es sich hier handelt (Nebenordnung) und zudem gering, da sie in der Imago in einheitlicher Masse aufgeht. Nehmen wir aber trotzdem diese Möglichkeit einmal an, so ist folgendes zu erwägen;

b. Es liegt nahe anzunehmen, daß die als sehr wichtige, mechanisch höchst wirksame (vgl. den *pm4* (*ldvm4*), — dessen sternalpleuralen Charakter einmal angenommen —) lange Beinmuskeln entstandenen *pm1—3* (*ldvm1, 1a, 3*) eine feste Stütze in ihrem Ursprungsort, dem punctum fixum, erforderten; in dem Falle nun, daß Erfordernisse der Flugmechanik an sie sekundär herantreten, würden sie selbst wieder zu diesem Zwecke im Zusammenhang mit den losgelösten Flügel-

Übersichts-Tabelle über die Ansatzverhältnisse und die mechanischen Beziehungen der dorsoventralen und sternalpleuralen Seitenmuskeln.

Hochansetzende, lange Seitenmuskeln, Kategorie der seitl. Dorsoventral-Muskeln	*ldvm 1* (1905: *pm 4*) Hüftmuskel (coxa), ausschließlich Beinmuskel (2teilig im 1. Stadium)	*ldvm 3* (1905: *pm 3* Trochanter-Muskel Flügel-Hülfsmuskel	*ldvm 1a* 1905: *pm 2*, Trochantin-Muskel, bes. Flügelmuskel	*ldvm 1* 1905: *pm 1*, Trochantin-Muskel Flügel-Hülfs-Muskel
Tiefansetzende, sternalpleurale Seitenmuskeln, ausschließl. Beinmuskeln	*pm 5a* Hüftmuskel	fehlt	*pm 5b* Trochantin-Muskel	*pm 5c* Trochantin-Muskel
	Hüfte als Stamm-Muskeln von primärer Bedeutung	Trochanter	Trochantin »sekundäre« Muskeln	

gelenkteilen neue Teilmuskeln (also dritte Teilmuskeln der gleichen Kategorie) abgeben müssen, so wie etwa in der Dorsoventralmuskulatur der *dvm6* (54) einen *dvm1* (53) abgibt, wie etwa der *ldvm1a* aus *ldvm1* oder dem etwaigen *ldvm4* — diese als laterale Dorsoventralmuskeln angenommen — entstanden sein würde. Der Stammteil dieser langen Muskeln würde an fester Pleuralwand stehen bleiben, da die Erfordernisse der Beinmechanik für diese Muskeln das primäre waren und bleibende sind. Dem entsprechen aber die vorliegenden Tatsachen nicht.

2) Zweite Möglichkeit: Die Muskeln treten im Zusammenhang mit dem Flügel — als primärer oder neben der Beinmechanik gleichzeitiger Ursache — tergal differenziert auf, je als sternalpleurale Teilmuskeln der entsprechenden Muskeln der *pm5*-Gruppe (vgl. nebenstehende Tabelle). Der Flügel ist alsdann ein morphologisch pleurales Gebilde: Er rückt mit den oberen Ansatzstellen der aus dem *pm5* herausdifferenzierten Flügelmuskeln sekundär dorsalwärts in eine Lage, welche durch die Schwerpunktlage beim Flug erfordert ist; zugleich verlängern sich die Muskeln durch die Verlage-

rung und infolge der der Flugbewegung dienenden mechanischen Beanspruchung.

Schon bei Besprechung der Imago (1905, S. 467, Abs. 4) wurde die Annahme einer Beteiligung sternalpleuraler Muskulatur an der Flügelbewegung durch die Begründung verneint, daß eine reichlich differenzierte tergalpleurale Muskulatur vorliegt und daß sie gegenüber dem sekundären Auftreten verlagerter sternalpleuraler Flügelmuskeln ausreichend erscheint.

Nun haben aber die tergalpleuralen Muskeln in gleicher Weise wie *pm1—3* (*ldvm1, 1a* und *3*) und *pm6* (*ldvm2*) an ihren tergalen Enden ihre Angriffsstelle, ihr punctum mobile. Wären die Angriffsstellen der letzteren, als Bewegungsstellen am tergalen Ende sternalpleuraler Muskeln, mit der Entstehung des Flügels primär entstanden, so müßten die tergalpleuralen Muskeln ihre puncta mobilia, die Bewegungsstellen an ihrem ventralen Ende haben; was nicht der Fall ist.

Es ist also nicht ersichtlich, wie sternalpleurale Muskulatur dazu kommen kann, sich primär oder sekundär an der Flügelbewegung zu beteiligen.

Schließlich würden im Falle der tergalen Natur der Flügel und bei sekundärer Beteiligung sternalpleuraler Muskeln an der Flügelmechanik, die beteiligten tergalpleuralen Muskeln infolge ihrer gegenüber den sternalpleuralen doch primären mechanischen Beanspruchung in erster Linie eine bedeutende Ausbildung erfahren haben, kräftiger und erheblich mehr verlängert sein, als diese kurzen Muskeln es sind. Daß sie es nicht sind, läßt vermuten, daß von vornherein neben ihnen noch eine andre tergal ansetzende wirksamere Muskelkategorie primär beteiligt ist, wodurch auf die Möglichkeit vom Vorhandensein lateraler Dorsoventralmuskeln hingewiesen wird.

Direkter Beweis: Es ist nicht annehmbar, daß der *pm3* = *ldvm3* — aus der sternalpleuralen *pm5*-Muskulatur heraus entstanden ist, da er trotz der primären Bedeutung eines Trochantermuskels keinen Begleitmuskel aus der *pm5*-Gruppe hat. Zwar wäre es möglich, ihn als den primären einzigen Trochantermuskel der *pm5*-Gruppe aufzufassen, der ungeteilt geblieben und an der Flügelmechanik nicht beteiligt ist und dessen Verlängerung nur den Anforderungen der Beinmechanik gemäß entstand, während die übrigen Teilmuskeln der *pm5*-Gruppe besondere Flügelmuskeln abgaben. Wenn aber daran erinnert wird, daß eigentlich nur der *pm2* = *ldvm1a* ein erheblich wirksamer Flügelmuskel ist, so fällt die auf die Flugmechanik gegründete Erklärung der Entstehung sternalpleuraler Flügel-Teilmuskeln als spekulativ und unrichtig in sich zusammen. Zudem widerspricht es dem als Grundlage angenommenen Gesichtspunkte der Symmetrie im Auftreten der langen, im Vergleich mit den kurzen Seitenmuskeln — den *pm4* in seiner Beziehung zum *pm5a* einmal als sternalpleural angenommen — daß der wichtigste der Muskeln *pm3* = *ldvm3*, wenn nicht als Flügelmuskel so doch als Beinmuskel, allein einheitlich blieb, während für die übrigen Muskeln die Beinmechanik als Anlaß der Zweiteiligkeit in vorliegender Beweisführung einmal angenommen wurde.

Man gelangt also bei Erwägung des sternalpleuralen Charakters dieser Muskulatur zu keinem klaren Gesamtbild und kommt aus einer Reihe von Bedingtheiten und höchst spekulativen Folgerungen nicht heraus. Daher geht aus allem die Unmöglichkeit hervor, daß die langen seitlichen Flügelmuskeln sternalpleurale Muskeln und Teilmuskeln des *pm5* sind. Da sie aber auch keine medialen Dorsoventralmuskeln sind, so bleibt für sie nur die Kategorie lateraler Dorsoventralmuskulatur übrig.

Was eine etwaige überreiche Versorgung der Beinmechanik aus einer einzigen Kategorie, der sternalpleuralen, ganz allgemein anbelangt (vgl. 1905, S. 467, Abs. 4, Zeile 1—6 und S. 468 letzter Absatz, 469), so sei auf das seinerzeit gesagte verwiesen. Ganz besonders fällt ja die reiche Versorgung des Trochantin auf. Gerade auch diese ist durch sekundäre Spaltungen aus sternalpleuraler Muskulatur mit oder ohne Flügel nicht verständlich, wohl aber bei der Annahme des Zusammentreffens zweier verschiedener Muskelkategorien. Zwar bleibt es sich für die ventrale Differenzierungsweise gleich, ob die Muskeln als Teilprodukte des *pm5* ohne Bezugnahme auf Flugmechanik entstanden sind oder aus verschiedenen Kategorien stammen: In beiden Fällen ist es verständlich, daß die Zerlegung der Muskeln in Teilmuskeln, so wie sie nun einmal ventral vorhanden ist, eine doppelte sein mußte.

Aber es scheint das Auftreten eines *pm2* = *ldvm1a* zugleich mit dem *pm5b* ohne Bezugnahme auf die Flügelmechanik — allein durch die Beinmechanik — nicht begründet werden zu dürfen. Denn er erweist sich als ein spezifischer Flügelmuskel — noch besonders dadurch, daß er im flügellosen Prothorax mitsamt dem *pm5b* fehlt, während doch der Trochantin gut ausgebildet ist. Das Schwergewicht für das gesonderte Auftreten eines *ldvm1a* liegt eben primär im tergalen Bezirk, und die auch ventrale Sonderung auf der Fläche des Trochantin ist eine Folgeerscheinung derselben, wobei ein Teilmuskel des *pm5* gemäß dem Prinzip der äquivalenten Beteiligung vgl. S. 763, mitging.

Erfordert aber dieser Gesichtspunkt die primäre Beteiligung des Flügels an dem Auftreten dieser Muskulatur, so ist der Flügel entweder dorsaler oder pleuraler Natur; letzteres ist aber, wie gezeigt wurde, unmöglich.

Das Ergebnis einer lateralen Dorsoventralmuskulatur, lateral von einem morphologisch dorsalen Flügel läßt in noch viel deutlicherer Weise, als es 1905 (vgl. S. 469f.) ausgesprochen wurde, das Walten einer »Regel der gleichartigen (äquivalenten) Beteiligung verschiedener Muskelkategorien in gleichen Bewegungsbezirken bei gleichen Bewegungsvorgängen erkennen« (vgl. S. 702, 765, 781, 801, 803 und 1911, Vortrag Basel, S. 286 e).

Diese morphologische Regel, welche rückwirkend die soeben erhaltenen Schlußfolgerungen um so mehr bestätigt, besagt: Wenn an einem Skeletstück mehrere Muskeln an gleicher Stelle sich zu gleichartigen Bewegungsvorgängen vereinigen, so müssen diese Muskeln verschiedenen Kategorien angehören. Die Übersichtstabelle, Bd. CI, S. 582 und die Schemata I—VI, Taf. XXVII ff, veranschaulichen dieses Prinzip, zu welchem zusammenfassend folgendes Beispiel genannt sein möge:

In den flügeltragenden Segmenten, z. B. im Mesothorax beteiligen sich an der Bewegung der Beine im episternalen Bezirk fünf Muskelkategorien: die mediale Dorsoventralmuskulatur *dvm*, die laterale Dorsoventralmuskulatur *ldvm*, die sternalpleuralen Seitenmuskeln *pm5* und die ventrale Längsmuskulatur des Prothorax *vlm*, die sternalen Beinmuskeln *bm*.

Ihrer allgemeinen Stellung nach ist die mediale Dorsoventralmuskulatur nicht geeignet, in das laterale Gebiet der dorsoventralen Seitenmuskeln überzugreifen und umgekehrt ebensowenig die letztere (S. 743f, 759); die ventrale Längsmuskulatur und die sternalpleurale Muskulatur — die letztere infolge ihrer sehr seitlichen, durch die *ldvm* »verdeckten« Stellung — erscheinen ihrer Lage nach von vornherein ungeeignet, sich an der Bewegung des Trochanters zu beteiligen, während anderseits die sternalen Beinmuskeln *bm* am äußeren episternalen Seitenrande der Hüfte naturgemäß zurücktreten. Im Bewegungsbezirke der episternalen Beinbewegung erhält dementsprechend der Trochanter durch die *dvm5* (55), *ldvm3* (61) und *bm4* (76) die Vertreter aus drei Muskelkategorien, im übrigen der episternale Teilbezirk die Vertreter der genannten fünf Kategorien in folgender Weise an die drei weiteren sternalen Teilbezirke; Hüfte *cx*, Trochantin *cp*, Coxosternum *cst*, verteilt:

Am Hüftrande die primäre Stammuskulatur *dvm6* (+*1*) (54, 53 usw.), *ldvm4* (62 usw.), *pm5a* (64), *vlm2a* (79), *bm1* (73 usw.).

Am Trochantin *ldvm1* + *1a* (59, 60 usw.), *pm5b* + *c* (64 usw.), *vlm2b* (79), keinen *dvm*.

Am Coxosternum *ldvm 14* (98 der Imago), *dvm7* (90 der Imago), *pm5d* + *e* (100), *Ivlm8* (126 des Übergangszustandes im Stadium 1).

Weitere Beispiele finden sich im Prothorax, z. B. *Ibm7* (154) zu *Ibm2* (151) zu *vlm7* (125); oder am Trochanter dort, wenn auch in geringerem Umfang.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß eine Faserverlängerung sternalpleuraler *pm1*—*3*-Muskeln durch erheblichere Beanspruchung der Vorderbeine auch für den Fall, daß ein Flügel sekundär auftritt, an sich durchaus möglich scheinen darf. Wenn aber der Wirkungsgrad dieses Prinzips infolge der irrtümlichen Deutung des *Ipm4* = *Ildvm4* als sternalpleuraler Muskel überschätzt worden ist, so ist dasselbe nunmehr wieder einzuschränken, da eine Verlegung sternalpleuraler Muskeln im Thorax zu »scheinbar dorsoventralem Verhalten« (1905, S. 470 unten) nach den Ergebnissen der Untersuchung im Stadium 1 nicht mehr annehmbar erscheint. Welche Folgen das für den Prothorax hat, wird an andrer Stelle (S. 515f.) ausgeführt werden. Hier interessiert es uns nur, daß die Möglichkeit einer beschränkten Faserverlängerung und Muskelverlegung, die z. B. im *Ipm5* und im abdominalen *Ia ipm5* (41) nach wie vor vorgeführt wird, keinesfalls so weit führt, daß dadurch wesentliche morphologische Begriffe verwirrt werden, wie das z. B. der Fall sein würde, wenn die seitlichen langen Flügelmuskeln sternalpleural wären. Steigt dadurch einerseits die Bewertung der Muskulatur für morphologische Schlußfolgerungen, so verliert die Ausgestaltung im Chitinskelet hingegen sehr an Bedeutung in dieser Hinsicht, wie sich alsbald herausstellen wird (vgl. S. 793 u. Bd. CI, S. 629).

Jedenfalls verliert durch diese Einschränkung schließlich auch noch die Möglichkeit eines sternalpleuralen Charakters der langen seitlichen Flügelmuskeln *ldvm1*, *1a*, *3* und *2* an Wahrscheinlichkeit. Denn der *pm4* = *ldvm4*, der als sternalpleuraler Muskel eine solche Faserverlängerung vorgeführt hätte, ist höchst wahrscheinlich nicht sternalpleural (vgl. S. 777), wie gezeigt werden wird.

Es sind daher die damals in diesem Zusammenhang auf den Prothorax bezogenen Folgerungen (1905, S. 469 letzte Zeile und f.) nicht mehr gültig. Denn der 1905 dort als *Ipm4* bezeichnete Muskel ist kein sternalpleuraler, sondern als *ldvm4* ein dorsoventraler; der *Ipm4a* ist keine Neubildung, sondern homolog dem *II, IIIldvm3,* wodurch sich der *ldvm3* überhaupt morphologisch weniger als Flügel- denn als primärer Beinmuskel erweist usw. (vgl. S. 797ff.).

ad c. Zur dritten Fragestellung: Die seitlichen langen Flügelmuskeln sind Vertreter der besonderen Kategorie der seitlichen Dorsoventralmuskeln oder dorsoventralen Seitenmuskeln.

Nach dem negativen Ergebnis der Untersuchung, ob die seitlichen langen Flügelmuskeln etwa echte dorsoventrale oder sternalpleurale Muskeln seien, ist, wie gesagt, die Deutung der Muskeln als seitliche Dorsoventralmuskeln erwiesen. Aber, wie bereits gleichfalls erwähnt wurde, bedarf es insofern keines solchen Beweises, als die Annahme einer solchen Muskulatur von vornherein für den Thorax erfordert wird, durch die Anwendung eines Schemas der allgemeinen Muskelverteilung — gemäß Kategorien und sogar noch von Gruppen innerhalb der letzteren, — welches in der Verteilung der abdominalen Flankenmuskeln vorliegt.

Die Berechtigung einer solchen Übertragung abdominaler Verhältnisse auf den Thorax hat sich schon mehrfach bestätigt, z. B. hinsichtlich der Verteilung der dorsalen Längsmuskulatur im Stadium 1 (S. 741), des *IIIipm5* (72), der Anwendung des Unterschiedes der sternalpleuralen und tergalpleuralen Kategorie 1905: S. 396 und 463, hinsichtlich der Gruppierung der inneren Dorsoventralmuskulatur (vgl. S. 743); und auf den scharf gefaßten begrifflichen Unterschied zwischen abdominaler medialer und lateraler Dorsoventralmuskulatur im Stadium 1 wurde bereits hingewiesen (S. 753).

Bei Betrachtung des Imaginalstadiums allein wurde damals 1905 durch Unterscheidung nur tergalpleuraler und sternalpleuraler Flankenmuskulatur ein unvollständiges, unzureichendes Schema abdominaler Muskelverteilung gewonnen, so daß die Verhältnisse im Thorax dadurch nicht genügend erklärt werden konnten (z. B. *pm6* = *ldvm2,* 1905, S. 471, Abs. 2 und S. 489f.). Es sei nämlich hier noch einmal wiederholt: Während in der Imago 1905 nur eine abdominale Dorsoventralkategorie gefunden wurde, tritt im Übergangszustand die vergängliche mediale Dorsoventralmuskulatur des Abdomens *edvm* auf und erlaubt deren Homologie mit der gleichen Muskulatur *dvm* im Thorax unter Ausschluß jener abdominalen seitenständigen *ldvm* (1905: *dvm*) Dorsoventralmuskulatur; ferner: Während 1905 im Abdomen nur eine einheitliche laterale Dorsoventralmuskulatur gefunden wurde, zeigt die Untersuchung des ersten Stadiums, daß dieselbe dort in zwei Gruppen gesondert auftritt, deren vordere bis zur Imago rückgebildet wird; daß diesen zwei Gruppen die im Thorax herrschende Zweiteilung der seitlichen Dorsoventralmuskulatur durchaus entsprechen kann, ist eine weitere Bestätigung für den Charakter dieser Kategorie.

Denn es ist die Gruppe der episternalen dorsoventralen Seitenmuskeln im Thorax der vorderen abdominalen, die epimerale Gruppe im Thorax dem hinteren lateralen Dorsoventralmuskel im Abdomen homolog.

Und wenn schon im vorigen Abschnitt erwogen wurde, daß die seitlichen langen Flügelmuskeln sich nicht aus der sternalpleuralen *pm5*-Gruppe entwickelt haben können, sondern möglicherweise viel eher aus dem Hüftmuskel *pm4* (*ldvm4*), so sei dem noch zu erbringenden (S. 777) Nachweis, daß auch *pm4* ein dorsoventraler Seitenmuskel sei, vorgegriffen: Es wird dies Auftreten der seitlichen langen Flügelmuskeln als dorsoventrale Seitenmuskeln vollständig ungezwungen verständlich dadurch, daß sie den flügeltragenden Segmenten zukommende Teilmuskeln des Hüftmuskels *ldvm4*, des seitlich dorsoventralen Stammmuskels, sind.

Dies tritt bei dem Vergleich der einzelnen Muskeln dieser Kategorie mit der echten inneren Dorsoventralmuskulatur noch mehr hervor hinsichtlich der ähnlichen Differenzierung einer Verteilung der Teilmuskeln (S. 802). Eine allgemeine Übersicht des Verhaltens der tergalen und sternalen Ansatzstellen der seitlichen Dorsoventralmuskeln *ldvm1—3* (*pm1—3* u. *6*) zeigt zunächst folgendes: Die Muskeln treten randständig auf am äußersten Seitenbezirke der tergalen und sternalen Region und zwar:

Tergal setzen sie lateralseitig unterhalb des Flügelansatzes in der Imago an, unterhalb einer diesem entsprechenden Faltenbildung im Stadium 1; dabei treffen sie mit den oberen Ansatzstellen der tergalpleuralen Muskulatur derart zusammen, daß diese Ansatzstellen im Gelenkbezirk des Flügels niemals gemeinsam sind, d. h. der sonst so vielfach herrschende Grundsatz der äquivalenten Beteiligung zweier verschiedener Muskelkategorien an gleichen Bewegungsstellen trifft hier nicht zu. Ein Grund dafür mag die Komplikation der Flügelmechanik mit ihren fein abgewogenen Teilmechanismen sein, welche eine präzise Zugwirkung in einer einzigen Richtung erfordert; dabei erscheint die Wirkung verschieden gerichteter Teilkräfte, wie sie bei doppelter Muskelbeteiligung stattfinden müßte, notwendigerweise ausgeschlossen.

So tritt die unterhalb des Flügels angeheftete laterale Dorsoventralmuskulatur mitsamt der tergalpleuralen in topographischer Gegenüberstellung zur medialen Dorsoventralmuskulatur auf, welche samt einem tergalpleuralen Anteil *pm9* (67) medial und oberhalb des Flügels ansetzt. Die Annäherung beider Kategoriengruppen, besonders im episternalen Bezirk, führt jedoch nicht zu gemeinsamer Beteiligung an gleichen Ansatzstellen. Die kinematische Bedeutung dieses Antagonismus ist 1905 im dritten Teil, »die Mechanik« auseinandergesetzt.

Sternal tritt gleichartig die laterale Dorsoventralmuskulatur mitsamt der sternalpleuralen lateralseitig von der Ansatzstelle der Beine am Außenrande der Coxa auf, und ihr gegenüber die mediale Dorsoventralmuskulatur mitsamt der sternalen Muskulatur medialseitig des Beinansatzes am Innenrande der Hüfte. Indem die mediale Dorsoventralmuskulatur am Vorder- und Hinterwinkel der Hüfte auftritt, bleibt sie völlig getrennt von der lateralen Dorsoventralmuskulatur.

Nur an der Trochanterbewegung beteiligen sich beide Muskelkategorien an gemeinsamer Ansatzstelle, eine Tatsache, die auf eine primäre Gemeinsamkeit der medialen und lateralen Muskelkategorie deuten mag. Dabei fällt es auf, daß hinsichtlich ihrer Begleitmuskulatur eine Ungleichheit auftritt: Die wichtige sternale Muskulatur ist an der Trochanterbewegung beteiligt, die sternalpleurale hingegen nicht; sie dürfte sich aus diesem Grunde als Hilfsmuskulatur charakterisieren, an welche die Beinbewegung (vgl. 1905, S. 474, Abschn. c) erst sekundär anknüpft gegenüber der primären Beteiligung seitlicher Dorsoventralmuskulatur.

Durch den Vergleich dieser Tatsachen hinsichtlich der Verteilung der Muskelkategorien wird ersichtlich, daß die Beine als seitliche Ausstülpungen innerhalb der ventralen Fläche, der sternalen Region, topographisch dieselben Lagebeziehungen aufweisen, wie die Flügel als seitlich dorsale Duplikaturen, Faltenbildungen innerhalb der tergalen Region (vgl. S. 594f.).

Ventral ist die Beteiligung an der Beinbewegung entsprechend der abdominalen Muskulatur eine fünffache:

medial
1) mediale Dorsoventralmuskulatur *dvm*, vgl. *edvm* im Abdomen;
2) *stm*, Sternalmuskeln; vgl. im Abdomen *rm*, Quermuskel;

lateral (pleural)	3) ventrale Längsmuskulatur *vlm2*;
	4) laterale Dorsoventralmuskulatur *ldvm*;
	5) sternalpleurale Flankenmuskeln *pm*.

Tergal beteiligen sich entsprechend der abdominalen Muskulatur vier Kategorien an der Flügelbewegung, wobei die tergalpleurale Muskulatur im *pm9* eine »Gabelung« erfährt: d. h. eine durch den *pm9* in gewisser Weise vermittelte Unterscheidung in echte tergalpleurale und in intratergale:

medial vom Flügel:	1) mediale Dorsoventralmuskeln;
lateral, (»pleural«) vom Flügel:	2) dorsoventrale Seitenmuskeln;
	3) tergalpleurale Seitenmuskeln *pm*;
medial und lateral, d. h. beiderseits	4) intratergale Muskeln *pm* (nicht mehr tergalpleurale Seitenmuskeln.

Tergal ist zwischen diesen Muskeln »Raum geschaffen« für den Flügelansatz durch Schwinden der seitlichen dorsalen Längsmuskeln. Es entsteht die Frage, ob diese Muskulatur restlos geschwunden ist, eine Frage, welche die Natur der intratergalen Muskeln betrifft (vgl. S. 808). Wie hingegen ventral die Muskeln Bezug nehmen auf dort auftretende kinematische Spezialerscheinungen, zeigt das Auftreten der abdominalen Parasternalplatte *pst* (vgl. S. 808), in welcher eine dem Beine kinematisch — nicht aber morphologisch — gleichwertige, analoge Bildung vorliegt: Zeigt sich doch in beiden Fällen die Beteiligung der fünf genannten Kategorien, sogar der ventralen Längsmuskeln *vlm2*.

2. Der epimerale dorsoventrale Seitenmuskel *ldvm* (*pm6*).

(Vgl. 1905, S. 469 vorletzter Absatz, S. 471, zweiter Absatz, S. 477, Abs. 4, S. 489, Abschn. e.)

Für diesen Muskel wurde bei der Erwägung der imaginalen Befunde 1905 die Deutung versucht, daß er ein echter Dorsoventralmuskel sein könne. Da die damals an der Imago erhaltenen Befunde zur morphologischen Klarlegung der Muskelverteilung, wie bereits mehrfach erwähnt (S. 694, 754, 757), nicht ausreichten, konnte die schwierige Frage nicht entschieden werden, da der Muskel direkter Beziehungen zur Dorsoventralmuskulatur entbehrte; zwar lag die Möglichkeit seiner dorsoventralen Natur schon damals aus Gründen der Analogie zu den langen seitlichen Flügelmuskeln *ldvm1, 1a* und *3* sehr nahe.

Ist es aber nun einmal erwiesen, daß die Kategorie der seitlichen Dorsoventralmuskeln episternal im Thorax besteht, so ist es selbstverständlich, daß sie auch epimeral vorhanden sein muß; die im vorigen Abschnitt gemachten Ausführungen gelten gleicher Weise auch für diesen Muskel.

Als epimeraler Seitenmuskel ist er der hinteren echten dorsoventralen Muskulatur in gleicher Weise im Lateralbezirk nebengeordnet, wie die episternale der vorderen Dorsoventralmuskulatur. Er trifft mit tergalpleuraler bzw. intratergaler Muskulatur *pm7* bzw. *pm12* und *13* in durchaus entsprechenden Ansatzbezirken zusammen.

Während die Zerlegung der episternalen Seitenmuskulatur in zahlreiche Teilmuskeln den Verhältnissen in der vorderen Dorsoventralmuskulatur entspricht, bleibt in dem kinematisch weniger komplizierten Analfeldbezirk des Flügels die epimerale dorsoventrale Seitenmuskulatur einheitlich; denn einmal ist auch die Zerlegung der hinteren Dorsoventralmuskulatur eine kinematisch weniger bedeutungsvolle als in der vorderen, sodann tritt epimeral im *pm7* ein tergalpleuraler Flügelmuskel mit sehr wesentlicher Bedeutung auf.

Der bei Betrachtung des imaginalen Prothorax sich ergebende Wahrscheinlichkeitsbeweis für die (1905, S. 489, 490) dorsoventrale Natur des *ldvm2* (*pm6*) bleibt auch heute bestehen. Insbesondere erscheint jetzt eine Verlagerung von Muskelansätzen, wie sie bei nicht tergaler Natur des Flügels für den *ldvm2* im Prothorax tergal erforderlich gewesen wäre, unannehmbar. Es war aus logischen Gründen ja damals nicht möglich, den dorsoventralen Charakter dieser Muskeln als einwandfrei feststehend anzunehmen und zwar durch die Annahme der völlig — d. h. auch im Analfeld (vgl. 1905, S. 477) — dorsalen Natur der Flügel, obwohl sie aus der dorsoventralen Natur der episternalen langen Flügelmuskeln *ldvm1*, *1a* und *3* bereits gefolgert war. Die dorsale Natur der Flügel konnte erst völlig sicher beurteilt werden nach dem Verhalten der gesamten Flügelmuskulatur, und wenn auch die dorsoventrale Natur der episternalen langen Flankenmuskeln nachweisbar war, so blieb dies für den epimeralen hypothetisch. Der Erklärung durch prothoracale Verhältnisse bedarf aber bei dem primären Befunde zweier dorsoventraler Kategorien heute die Frage nicht mehr.

Die lateralen Dorsoventralmuskeln sind also primär vorhanden, nicht entstanden als Begleiterscheinung des Flügels als einer tergalen Faltenbildung und dessen Differenzierungen; ebensowenig wie eine Sonderung beider Muskelkategorien ventral erst sekundär aus der Beinmechanik hergeleitet werden darf. Es wird die 1905 immerhin schwierige Ableitung ihres dorsoventralen Charakters ersetzt durch dessen Unbedingtheit. Ob im Abdomen wirklich primäre Verhältnisse vorliegen, d. h. ob dort das Auftreten der Dorsoventralmuskeln in zwei Kategorien erst aus den kinematischen Bedingungen der Atmung abgeleitete Verhältnisse andeutet oder vielleicht auf Abdominalbeine, die jetzt dem Abdomen fehlen, zurückzuführen ist, kann kaum sicher entschieden werden. Ich möchte beides nicht glauben, da ja die dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm* des Abdomens im Laufe der nachembryonalen Metamorphose rückgebildet werden und möchte die beiden Kategorien als den Ausdruck einer gegebenen morphologischen Grundlage für die Pterygota ansehen.

NB. Um etwaigen Einwänden von solcher Seite, die den Bildungen des Chitinskelettes übertriebene Bedeutung beimessen, von vornherein entgegenzutreten, sei hinzugefügt, daß — auch mit dem Hinweis auf die Muskulatur — die Parasternalplatte *pst* im Abdomen nicht etwa als ein Rest ehemaliger Abdominalbeine aufzufassen ist; sie ist eine Platte besonderen Ursprungs, hergeleitet aus besonderen mechanischen Anlässen, (vgl. S. 702, 1905, S. 378), die uns morphologisch den Beinen Analoges vorführt.

Die seinerzeit (1905, S. 469) aufgeworfene Frage einer entwicklungsgeschichtlich gemeinsamen Herkunft der beiden Kategorien muß hier ganz offen gelassen werden, da hiermit günstigen Falles auf früheste Embryonalstadien verwiesen wird. Ihre Entscheidung ist für die in unserm Zusammenhang aufgeworfene Frage völlig belanglos.

3. Nachweis, daß der vierte Flankenmuskel *ldvm4* (1905, *pm4* ein dorsoventraler Seitenmuskel ist.

I. Zusammenfassung der Anschauung von 1905.

Die bereits erwähnte Möglichkeit (vgl. S. 759), es könne *ldvm4* (*pm4*) ein dorsoventraler Muskel sein, wurde 1905 bei der Betrachtung der imaginalen Befunde garnicht erwogen, aus folgenden Gründen:

a. Einmal lag die Voraussetzung einer primär gegebenen Kategorie lateraler Dorsoventralmuskulatur nicht vor,

b. sodann entspringt *ldvm4* in tieferer Lage an der festen Pleuralwand, räumlich getrennt — wenn auch nicht sehr erheblich — von den langen Flügelmuskeln *ldvm1*, *1a*, *3*, die in einem besonderen hochgelegenen, einwärts umgebogenen, aber mit der thoracalen Seitenwand einheitlich verbundenen Chitinbezirk, d. h. oben am umgebogenen Ende des Episternum entspringen (vgl. 1905, Taf. XV, Fig. 5), worin ein Gegensatz zu dem *ldvm4* zutage tritt. Die Länge und der hochgelegene Ursprung des *ldvm4* wurden erklärt durch das Prinzip der

Faserverlängerung eines sternalpleuralen Muskels, die Höhe des Ursprungs und die Länge der seitlichen langen Flügelmuskeln aber durch einen andern morphologischen Charakter. Denn

c. es wurde das Auftreten der seitlichen langen Flügelmuskeln verständlich gemacht als Begleiterscheinung des Auftretens der Flügel, gemäß dem sie als dorsoventrale Teilmuskeln seitlich verlagert wurden. Eine andre Deutung war für diese Muskeln nicht möglich.

Die Folge davon war die Auffassung, daß die diesen Muskeln tergal angeschlossenen Chitinbezirke, die Episternalgelenkplatte *ep* und das obere umgebogene Ende der »Pleuralwand«, noch dem tergalen Bereich angehören und sekundär mit dem pleuralen Episternum sich verbunden hatten; der Begriff Episternum wurde dabei mit einem besonderen, topographisch typisch wiederkehrenden, morphologisch als pleural aufgefaßten Skeletstück in herkömmlicher Weise verbunden (vgl. 1905, S. 477).

Der räumlich entfernte *ldvm4* hatte als ausschließlicher Beinmuskel keine direkten Beziehungen zur Dorsoventralmuskulatur. Es lag daher für ihn keine Notwendigkeit einer besonderen Erklärung vor, und er schied deshalb bei den die Flügelmuskeln *ldvm1*, *1a* und *3* (*pm1—3*) betreffenden Erwägungen aus. Wurde er daher seinen topographischen Beziehungen entsprechend als sternalpleuraler Muskel gerechnet, so geben alte und neue, für ihn auffällige Tatsachen und Folgerungen **Anlaß zu Bedenken** gegen eine solche Charakterisierung:

1) Der Unterschied zwischen dem *ldvm4* (*pm4*) und den langen Flügelmuskeln ist ein nur gradueller; die Trennung kann, zumal in Ermangelung einer Chitingrenze, als eine willkürliche erscheinen.

2) Die auffälligen Beziehungen zur Gruppe des fünften Seitenmuskels, des sternalpleuralen Beinmuskels *pm5*. Der Unterschied zwischen den Ursprungshöhen tergal des *ldvm4* und des *pm5* ist ein erheblicher und unvermittelter. Darin liegt ein Gegensatz, der bei Muskeln gleicher Kategorien nicht recht verständlich sein will. Sodann sternal die Ungleichheiten an der Beteiligung an den Ansatzstellen des *pm5*.

3) Die Folgerungen, die aus der sternalpleuralen Natur des *ldvm4* (*pm4*) auf den Prothorax gezogen werden mußten, nämlich:

a. die auffallend hohe Verlagerung des prothoracalen langen Hüftmuskels *Ildvm4* (*pm4*) an das Tergit.

b. Die Notwendigkeit der etwas gezwungenen Deutung des Trochantermuskels *Ildvm3* (*pm4a*) als eine Neubildung.

c. Die sehr auffällige Notwendigkeit der Annahme, daß im flügellosen Prothorax die Kategorie der lateralen Dorsoventralmuskulatur im episternalen Bezirk völlig fortgefallen wäre; um so mehr jetzt, nachdem doch eine vordere episternale Gruppe der Kategorie, ebenso wie die epimerale, für alle Segmente vorausgesetzt werden muß.

4) Die neuen Tatsachen, welche sich aus der Untersuchung am ersten Stadium ergaben und den Unterschied zwischen den langen seitlichen Flügelmuskeln einerseits und dem langen seitlichen Hüftmuskel anderseits verwischen durch:

a. Die Ausbildung der thoracalen Seitenwand als gleichförmige Chitinplatte;

b. die besondere Annäherung des langen Trochanterseitenmuskels *ldvm3* (61, 96, *pm3*) an den Hüftmuskel *ldvm4* (62, 97, *pm4*).

Zunächst seien nun die Gründe besprochen, welche sich unmittelbar für den dorsoventralen Charakter des Hüftmuskels *ldvm4* (*pm4*) infolge der notwendigen Voraussetzung einer Kategorie dorsoventraler Seitenmuskeln ergeben.

Sodann sollen weitere Beweisgründe an die eben genannten Einwände angeknüpft werden.

II. Unmittelbarer Beweis.[1]

Durch die Voraussetzung des Bestehens einer Kategorie dorsoventraler Seitenmuskeln für alle Segmente (S. 697, 789) fällt die Notwendigkeit fort, im Auftreten eines Flügels die wesentliche Ursache überhaupt für das Vorhandensein langer Seitenmuskeln als Teilmuskeln der medialen Dorsoventralmuskulatur zu sehen. Dadurch fehlt nun gerade das trennende Moment für die seinerzeit 1905 gegebene Charakterisierung der Muskeln *ldvm4* gegenüber *ldvm1*, *1a*, *3* als Angehörige verschiedener Kategorien. Es wird nun möglich, alle langen Seitenmuskeln schon in der Imago aus einer Kategorie herzuleiten, auch wenn einer dieser Muskeln keine Beziehung zum Flügel hat.

Bei dem Bestehen einer lateralen Dorsoventralmuskulatur liegt sogar von vornherein die Voraussetzung nahe, daß die Zerlegung dieser Muskulatur in Teilmuskeln — episternal und epimeral — in ausschließliche Beinmuskeln, in spezielle Flügelmuskeln und in an beiden Aufgaben gleichwertig beteiligte Muskeln führt, ganz ebenso wie das ja innerhalb der medialen Dorsoventralmuskulatur geschieht (vgl. 1905, S. 469, Abs. 3), wobei der mediale Dorsoventralmuskel *dvm6* (54) dem *ldvm4* — beide mit einer Chitinsehne — entsprechen würde. Insbesondere dürfte die Versorgung des episternalen Hüftrandes selbst aus der Kategorie dorsoventraler Seitenmuskeln heraus ein Erfordernis sein, zumal es im epimeralen Bezirk durch den *ldvm2* (63, *pm6*) ja geschieht. Dieses Erfordernis liegt in dreierlei Richtungen begründet.

a. Kinematische Begründung der Beteiligung (vgl. hierzu 1905, S. 472, b).

Es ist kein Grund einzusehen, weshalb bei dem Bestehen einer episternalen lateralen Dorsoventralmuskulatur diese von der Beteiligung am Hüftrand, in welcher ein primäres Merkmal liegt (S. 744, 802f) ausgeschlossen sein sollte. Denn nach dem bekannten kinematischen Grundsatz (vgl. 1905, S. 520 Anm. 19) sind ausgiebige Bewegungsvorgänge an die Beteiligung möglichst langer Muskelfasern geknüpft, was man an der zahlreichen Beteiligung von Seiten medialer Dorsoventralmuskulatur verwirklicht sieht. Die sternale, wie die sternalpleurale Muskulatur (vgl. S. 769ff, 801; Bd. CI, S. 617) ist demgegenüber eher als Hilfsmuskulatur anzusprechen. Wenn also überhaupt laterale Dorsoventralmuskulatur in Gestalt der langen Seitenmuskeln *ldvm1*, *1a*, *3* schon an sekundären Mechanismen der Beinbewegung sich beteiligt, so ist an den Stellen primärer und wichtiger Beinmechanik, wie z. B. am wichtigen Hüftgelenk, Gleiches vorauszusetzen. Und das Vorhandensein des Trochantermuskels *ldvm3* bestätigt ja diese Voraussetzung der Beteiligung langer Seitenmuskeln.

Daß nun gerade derartige, aus mechanischen Gründen primär beteiligte Muskeln, wie es der *ldvm3* und der *ldvm4* sind, im ersten Stadium besonders nahe zusammenstehen, dürfte die Richtigkeit dieser Erwägung dartun.

b. Morphologische Begründung der Beteiligung.

Diese Begründung stützt sich auf zwei grundsätzliche Erscheinungen: Erstens beteiligen sich an Bewegungsvorgängen innerhalb eines Bezirkes stets alle topographisch in Betracht kommenden Muskeln. Es gibt demnach weder mediale, noch laterale dorsoventrale, noch auch sternale und sternalpleurale Muskeln, welche nicht an der Beinbewegung beteiligt wären, da sich diese Kategorien sämtlich im Ursprungsbezirk der Beine treffen.

Um ein fingiertes Beispiel zu nennen: *IIpm7* (vgl. 1905, S. 403, Textfig. 2) dürfte — aus Gründen der Flugmechanik verlängert gedacht — soweit herunterreichen wie er wolle, er müßte sich aber stets als tergalpleuraler Muskel durch den Mangel der Beteiligung an der Beinbewegung erweisen. Zweitens beteiligen sich diese Muskeln in einer eigenartig gesetzmäßigen Weise, und zwar derartig, daß solche Kategorien, welche primär gemeinschaftliche Ansatzstellen haben, sich an allen Teilmechanismen, die in ihrem Bereich auftreten, gemeinschaftlich beteiligen; ein bereits verwerteter Grundsatz (vgl. S. 702, 763, 770), auf dessen Bedeutung wir noch zurückkommen. Auch aus dem Grunde dieser Gesetzmäßigkeit muß ein langer Seitenmuskel des Hüftgelenks als primärer Beinmuskel erwartet werden: Ein solcher ist eben nur der *ldvm4*. Oder mit andern Worten ausgedrückt: Wenn ein einheitlicher Muskel in Teilmuskeln zerfällt, so treten Sonderungen — wie z. B. innerhalb einer Muskelkategorie — zunächst im punctum mobile auf; haben jedoch zwei verschiedene Muskeln ein gemeinsames punctum mobile, aber getrennte Ursprungsstellen, ohne daß in diesen eine besondere mechanische Beanspruchung eines dieser Muskeln vorliegt, so gehören die Muskeln zwei verschiedenen Kategorien an.

Bei dem Zusammentreffen nun der lateralen Dorsoventralmuskeln mit der sternalpleuralen *pm5*-Gruppe ist hinsichtlich letzterer die Beteiligung an allen Stellen des Hüftrandes mit seinen Teilmechanismen durchgeführt. Die laterale Dorsoventralmuskulatur wäre aber bei Annahme des sternalpleuralen Charakter des *ldvm4* zwar an den übrigen Stellen, aber gerade am Hüftgelenk nicht beteiligt, während die sternalpleurale Muskulatur doppelt vertreten sein würde. Es wäre bei dem demnach offenbar hohen Anspruch, welchen die Mechanik des Hüftgelenks an die Muskulatur macht, verwunderlich, wenn die im übrigen an den Trochanter und Trochantin differenzierte lange Seitenmuskulatur keinen Teilmuskel an das Hüftgelenk abgäbe (Tabelle S. 767, 803).

c. Begründung durch Analogien.

aa. Ist demnach der *pm4* ein seitlicher Dorsoventralmuskel *ldvm4*, so herrscht ein völliger Parallelismus in der Verteilung der lateralen Dorsoventralmuskeln und der sternalpleuralen Muskulatur nach dem Grundsatz der gleichartigen Beteiligung verschiedener Muskelkategorien in gleichen Bewegungsbezirken. Allein, an der Trochanterbewegung ist die sternalpleurale Muskulatur nicht beteiligt, wofür in der Übersicht über die Stufen der Beinmechanik 1905, S. 474, eine Begründung versucht ist.

bb. Der *ldvm4* als Muskel des episternalen Hüftrandes entspricht dem *ldvm2* als Hüftmuskel im epimeralen Bezirk: Also eine vordere und hintere Muskulatur der thoracalen Seitenwand, welche den beiden Muskeln im Abdomen entspricht. Während nun der epimerale Seitenmuskel im Thorax einheitlich bleibt, sind aus dem episternalen dorsoventralen Seitenmuskel die Flügelmuskeln und die speziellen Beinmuskeln hergeleitet entsprechend den hohen Anforderungen, welche die episternal besonders komplizierte Flügelmechanik an das Episternalgelenk stellt.

cc. Schließlich gibt die Differenzierungsweise der dorsoventralen Seitenmuskeln eine interessante Analogie zu der der medialen Dorsoventralmuskulatur, worin gleichfalls eine Bestätigung unsrer Annahme gesehen werden darf (vgl. Tabelle S. 767, 803).

III. Erweiterung der genannten Bedenken.

Weitere Bestätigungsgründe für die dorsoventrale Natur des *ldvm4* knüpfen an die S. 778 genannten Bedenken an:

ad 1) Die Willkürlichkeit einer Trennung des *ldvm4* (*pm4*) von den Flügelmuskeln *ldvm1*, *1a*, *3* auf Grund der nur graduellen Entfernung der tergalen Ursprungsstellen voneinander, fällt ganz besonders jetzt auf, nachdem eine Kategorie dorsoventraler Seitenmuskeln vorausgesetzt werden muß. Beide Muskeln setzen an der oberen Strecke der thoracalen Seitenplatte an, die Flügelmuskeln nicht einmal in einem besonders abgesetzten, sondern nur umgebogenen Bezirk, dem die muskelfreie Episternalgelenkplatte topographisch in der Form einer abgegliederten Platte angeschlossen ist. Ein etwa hierin beruhender Gegensatz zwischen den beiden Muskeln könnte durch das Chitinskelet in keiner Weise begründet werden. Wenn man sich vorstellt, daß etwa in bestimmter Form auftretende, den Flügelmuskeln als medialen Dorsoventralmuskeln angeschlossene tergale Chitinteile pleuralwärts verlagert worden und sekundär mit der »Pleural«platte verwachsen wären, so liegt hierin eine Überschätzung der Formbeständigkeit von Chitinelementen. Man hat sich hingegen vorzustellen, daß eine feste Chitinisierung überall dort auftritt, wo mechanische Anforderungen, oft ganz allgemeiner Natur, d. h. ohne spezielle Beziehung zu Muskeln, vorliegen; daß sie zwar anknüpft an Muskelansatzstellen, selbst aber auch unabhängig von solchen, als Folgeerscheinung von Muskelwirkungen in andern Bezirken auftreten kann, formbeständig nur unter der Vorbedingung gleicher kinematischer Beziehungen. Demgemäß nimmt es nicht Wunder, wenn die lateralen dorsoventralen Flügelmuskeln im episternalen Bezirk der Imago nicht an besonders abgegliederten Chitinteilen tergaler

Natur ansetzen, d. h. wenn der Wert etwaiger tergaler Chitinteile im morphologischen Sinne derart gering und mit Unbeständigkeit verknüpft ist, daß auf Grund irgend eines kinematischen Bedürfnisses diese Teile ohne eine bestimmte Grenze zu hinterlassen in die »Pleural«wand ohne weiteres aufgehen, während die tergalen Chitinteile des *ldvm2* (*pm6*) und des *pm7* (65) sich auf Grund einer andern kinematischen Anforderung getrennt halten.

Es kann demnach auch kein Gegensatz des dorsoventralen Seitenmuskels *ldvm4* (*pm4*) selbst zu *ldvm2* (*pm6*) darin gesehen werden, daß seine Ursprungsstelle mehr noch als die der *ldvm1—3* in die »pleurale« Seitenwand aufgeht.

Der Unterschied in der Ansatzhöhe der Flügelmuskeln und des Beinmuskels *ldvm4* in der Imago rechtfertigt es also nicht, die Muskeln prinzipiell getrennt zu halten. Daß auch im ersten Stadium, in welchem man bei geringerer Differenzierung der dorsoventralen Seitenmuskeln gleiche Ansatzhöhen hätte erwarten dürfen, dieser Unterschied in gewisser Weise vorhanden ist, steht im Zusammenhang damit, daß eben die Flügelmuskeln schon als solche zerlegt auftreten. Die verschiedene Höhe der Ursprungsstellen an einheitlicher Seitenwand drückt also keine Wesensverschiedenheit der Muskeln aus, sondern weist lediglich darauf hin, daß schon im ersten Stadium die kinematischen Vorbedingungen der Flügel vorhanden sind, aber nach Maßgabe besonders für die larvalen Stadien gültiger kinematischer Bedingungen nach außen hin latent bleiben; es sind die gleichen Verhältnisse, welche die mediale Dorsoventralmuskulatur vorführt. Die Trennung der tergalen Ansatzstellen der Flügelmuskeln vom Bereich ausschließlicher Beinmechanik ist also schon im ersten Stadium eingeleitet und führt in der Imago zu den genannten topographischen Unterschieden, welche überschätzt worden sind (vgl. S. 800).

ad 2) Die Beziehungen zur Gruppe des sternalpleuralen Seitenmuskels *pm5*.

Im tergalen Ursprungsbezirk: Trotzdem die Ursprungsstellen eines Teiles der Fasern des *ldvm4* (*pm4*) tief hinab reichen und sich den oberen Enden der *pm5*-Gruppe nähern, bleibt dennoch ein etwas größerer Raum zwischen beiden bestehen, als zwischen dem *ldvm4* und den seitlichen langen Flügelmuskeln. Zudem reicht *ldvm4* ebenso hoch hinauf wie *ldvm2* (*pm6*) im epimeralen Bezirk. Bei einer Herkunft des *ldvm4* (als *pm4*) und des *pm5* aus gleicher sternalpleuraler Kategorie könnte man wohl erwarten, daß einige den Übergang zwischen beiden vermittelnde Fasern existieren; dies ist aber nicht der Fall, wenn man nicht im ersten Stadium in dem vorderen Teilbündel des *ldvm4* einen solchen vermittelnden Muskel sehen will, der alsdann zur *pm5*-Gruppe gerechnet werden müßte (vgl. dort S. 803f.). Da aber auch im ersten Stadium diese räumlichen Gegensätze trotzdem bereits bestehen, so bleibt mit der gegensätzlichen Trennung des *ldvm4* vom *pm5* auch der Unterschied zwischen dorsoventralen als langen und sternalpleuralen als kurzen Seitenmuskeln in charakteristischer Weise bestehen. Hieraus ergibt sich dann auch, daß die Möglichkeit der Faserverlängerung als Folgeerscheinung kinematischer Beanspruchung nicht überschätzt werden darf (vgl. 1905 S. 520 Anm. 19, hinsichtlich des *pm5*).

Im sternalen Ansatzbezirk: Die Auffälligkeit einer Nichtbeteiligung der dorsoventralen Seitenmuskulatur am Hüftgelenk bei Annahme eines sternalpleuralen Charakters des Muskels wurde bereits S. 781 festgestellt.

ad 3) Die auf Grund der Auffassung des *ldvm4* als sternalpleuralen Muskel für die prothoracalen Seitenmuskeln gezogenen Folgerungen sind unzutreffend.

a. Infolge Ausfalles der Flügelmechanik im Prothorax fehlt dort die auf den Flügel differenzierte Muskulatur. Damit ist zugleich ein Rückschritt in der Muskelversorgung des Hüftbezirks verbunden.

Zwar ist infolge dessen der sternalpleurale *pm5* durch stärkere Beanspruchung wenig verlängert. Diese Faserverlängerung aber für einen etwaigen sternalpleuralen *ldvm4* anzunehmen mit der Folgerung, daß eine Verlagerung des Muskels an das Tergit erfolgt, trotzdem für die Vorderbeine die im episternalen Bezirk vorliegenden kinematischen Aufgaben gegenüber den epimeralen zurücktreten (Bd. CI, S. 515 u. 1905, S. 435, 437, 463 unten, 470), wäre doch sehr auffällig. Der rein tergale — d. h. nicht etwa wie im Mesothorax und im Metathorax auch noch an der Pleuralleiste befindliche Ansatz des *ldvm4* (*pm4*) im Prothorax kann nur durch eine primäre tergale Ansatzstelle dieses Muskels gedeutet werden, wie denn auch für den jetzt dorsoventralen *ldvm2* (*pm6*) sich damals Schwierigkeiten der Deutung ergaben.

b. Aus der genetischen Ableitung der langen Flügelmuskeln *ldvm1*, *1a* und *3* aus der medialen Dorsoventralmuskulatur ergab sich (1905, vgl. S. 470 oben) das Fehlen solcher Flügelmuskeln im Prothorax. Es fehlten also die *ldvm1* und *1a*, da sie aus dem *dvm6 + 1* hergeleitet waren, und es sollte also der *ldvm3* fehlen, da er aus *dvm5* entstanden gedacht wurde. So ergab sich für den prothoracalen, dem *ldvm3* = *pm3* der flügeltragenden Segmente doch sonst so sehr entsprechenden *Ipm4a* (jetzt *ldvm3*) die Folgerung, er sei eine sternalpleurale, d. h. eine aus dem *pm4* (jetzt *ldvm4*) herzuleitende Neubildung. Indem jetzt auch im Prothorax eine Kategorie seitlicher Dorsoventralmuskulatur vorausgesetzt werden kann, wird folgende Schlußfolgerung notwendig:

Infolge des Fehlens der Flügel im Prothorax fehlen auch die aus der Kategorie der seitlichen Dorsoventralmuskeln hergeleiteten Flügelmuskeln, sofern sie nicht von besonderer, d. h. primärer Bedeutung für die Beinmechanik sind. Infolgedessen fehlt der Flügelmuskel des Trochantin *ldvm1a* (*pm2*), vielleicht auch der *ldvm1*, dessen teilweiser Ersatz durch den vorderen medialen Dorsoventralmuskel im Prothorax *Idvm1* + *6* nicht ganz klar gestellt werden kann; — nicht aber fehlen die primären Beinmuskeln des Trochanter *Ildvm3* (*pm4a*) und des Hüftgelenks *ldvm4* (*pm4*). Durch Anwendung dieser Schlußfolgerung wird der sternalpleurale Charakter beider prothoracalen Muskeln gleichzeitig unwahrscheinlich. Die im ersten Stadium in den flügeltragenden Segmenten einander genäherte Stellung der *ldvm4* und *ldvm3* entspricht ganz dem gemeinsamen Ursprung beider am Pronotum.

Die Neubildung eines sternalpleuralen Trochantermuskels aus einem »sternalpleuralen« *ldvm4* ist in dem kinematisch weniger bedeutungsvollen episternalen Bezirk des Prothorax an sich schon unwahrscheinlich. Aus der dorsoventralen Natur des prothoracalen *Ildvm3* (*pm4a*) aber ergibt sich die gleiche Natur auch für den *ldvm4* (*pm4*). Es herrscht auf dieser Grundlage im Prothorax völlige Übereinstimmung mit dem Meso- und Metathorax: Beide Beinmuskeln, der *ldvm3* (*pm3*, *Ipm4a*) und *ldvm 4*(*pm4*), setzen im flügellosen Pronotum normalerweise und ganz dem epimeralen Seitenmuskel *ldvm2* (*pm6*) entsprechend an, da ein Flügel fehlt, während in den flügeltragenden Segmenten außerdem noch die Flügelmuskeln *ldvm1* und *ldvm1a* — welche im Prothorax fehlen — auftreten; dabei sondert sich in den flügeltragenden Segmenten der *ldvm3* als Hilfsmuskel bei der Flügelbewegung mehr vom *ldvm4*, als es im Prothorax geschieht (Bd. CI, S. 490), und die übrigen Verschiebungen der Flügelansatzstellen treten außerdem noch ein.

c. Gesetzt den Fall schließlich, daß im Prothorax der *Ildvm4* (*pm4*) und *Ildvm3* (*Ipm4a*) sternalpleurale Beinmuskeln wären, so würde im Prothorax mit dem Fehlen der seitlichen langen Flügelmuskeln die gesamte laterale Dorsoventralmuskulatur des episternalen Bezirkes in Fortfall gekommen sein: Nun zeigten sich ja allerdings episternale Rückbildungserscheinungen (vgl. 1905, S. 436, 452, 3), aber dieselben sind nicht so bedeutend, als daß deswegen eine ganze Muskelkategorie ausgeschaltet würde und dazu noch gerade eine solche, welcher sich sternal im Bereich des Ansatzes der Beine wichtige mechanische Aufgaben bieten. Einmal allerdings, im ersten Abdominalsegmente fehlte der vordere laterale Dorsoventralmuskel (vgl. S. 690 u. 698). Dort aber lagen sternale Rückbildungserscheinungen vor, und tergal geschah in der Imago der feste Anschluß des ersten Abdominaltergits an das Metanotum, worauf das zwar immerhin auffallende Fehlen dieses Muskels bezogen werden konnte, zumal er durch den sternalpleuralen *Ia pm2* und den intersegmentalen medialen *IIism* ersetzt wurde. Was bei der Betrachtung der Imago 1905 nicht auffallend erschien, ist jetzt bei der aprioristischen Voraussetzung der Kategorie seitlicher Dorsoventralmuskeln nicht mehr verwunderlich.

ad 4) Die Befunde im ersten Stadium bestätigen und verstärken die soeben von andern Gesichtspunkten aus angestellten Betrachtungen.

Schon durch die Abwägung der in der Imago für die Ansatzverhältnisse der langen Seitenmuskulatur *ldvm1—4* bestehenden Verschiedenheiten (vgl. S. 782 ad 1) erschien der Unterschied zwischen den betreffenden Muskeln als ein nur gradueller, nicht als prinzipieller. Auch wurden die Formerscheinungen im Chitinskelet als unwesentlich erkannt für die Beurteilung der in der Muskulatur zum Ausdruck kommenden morphologischen Verhältnisse. Dies erhält seine Bestätigung durch die Befunde im ersten Stadium.

a. Indem im ersten Stadium die in der Imago gesonderten Chitinbezirke und Chitinteile in einer gleichförmig einheitlichen Chitinplatte, der thoracalen Seitenwand, der sogenannten »Pleura«, enthalten sind, wird eine Unterscheidung zwischen den einzelnen dorsoventralen Seitenmuskeln gemäß der Chitinteile unmöglich. Infolgedessen kann man tergal zwischen sämtlichen lateralen Dorsoventralmuskeln keinen Unterschied machen, da sie sich alle durch ihren hochgelegenen und nicht spezialisierten Ursprung dicht unter der Flügelduplikatur charakterisieren. Die Zusammengehörigkeit aller dieser Muskeln ist in Anbetracht des Fehlens der in ihrer morphologischen Bedeutung überschätzten Teilstücke des Skeletes an sich geradezu augenfällig und

b. die bereits (S. 723) erwähnte Nähe des langen Trochantermuskels *ldvm3* am Hüftmuskel, beides also vorwiegende Beinmuskeln, bestätigt dies — auch durch Rückschluß auf prothoracale Verhältnisse (vgl. S. 515, Bd. CI) noch mehr aber durch eine direkte Beziehung: Beide

Muskeln *ldvm3* und *ldvm4* gehören nämlich enger zusammen infolge ihrer im Prothorax auch imaginal so charakteristisch bestehenden Nachbarschaft bzw. Gemeinschaft, sowie durch ihren Charakter als primäre Beinmuskeln (S. 780, 802), als welche sich *ldvm3* als Trochantermuskel und *ldvm4* durch seine lange Chitinsehne erweisen. So ist der prothoracale Trochantermuskel *ldvm3* ein Begleitmuskel des *ldvm4*, aber nicht als Neubildung, sondern auf der Grundlage der Kategorie seitlicher Dorsoventralmuskeln von vornherein.

c. Schließlich darf die Zweiteilung des *ldvm4* im Stadium 1 nicht unbesprochen bleiben.

Sie darf wohl als primär aufgefaßt werden, da sie in der Imago durch Vereinheitlichung der Fasermassen äußerlich verschwindet. Ihre Bedeutung dürfte schwer klarzustellen sein. Die vordere Teilfasergruppe *ldvm4a* als eine Überleitung zur sternalpleuralen *pm5*-Gruppe aufzufassen (S. 768, 783f.), verbietet die unvermittelte und immerhin beachtenswerte Entfernung von letzterer. Sie scheint mir vielmehr auf den Vorgang der Zweiteilung hinzuweisen, welche innerhalb der episternalen Seitenmuskelgruppe in folgender Weise auftritt: Sie ist ein Begleitmuskel der nach vorn abgetrennten Flügel-Trochantinmuskulatur *ldvm1* und *1a*, welcher seitens des *ldvm4* und des *ldvm3* — als der hinteren Teilgruppe — jener Flügel-Trochantin-Teilgruppe mitgegeben wurde. Ähnlich vermittelt ja auch der *ldvm3* selbst durch seine tergale Nähe an *ldvm4* und durch die engste Anlehnung an den *ldvm1* und *1a* in seiner mittleren Strecke (vgl. 61, S. 723). Er weist demnach gleichfalls auf die gemeinsame Herleitung der gesamten episternalen Seitenmuskeln und auf die sekundäre Entstehung der Flügelmuskeln aus jener Stammuskulatur hin: Andernfalls müßte umgekehrt ein Muskel verlangt werden, welcher vom Trochantin zum oberen Ende des hinteren Teiles des alsdann als sekundär aufgefaßten *ldvm4b*, hinführen würde.

Nach dem Einblick in diese höchst wahrscheinlichen genetischen Verhältnisse seien die Muskeln der episternalen seitlichen dorsoventralen Gruppe folgendermaßen zusammengestellt:

Vordere Untergruppe der episternalen *ldvm* d.h. sekundär abgeleitete Gruppe der Trochantin- und Flügelmuskeln, mit dem Begleitmuskel.	*III ldvm 1* und *ldvm 1a* *III ldvm 4a*
Hintere Untergruppe der episternalen *ldvm* als primäre Beinmuskelgruppe: Muskeln des Hüftgelenks bzw. des Trochanter.	*III ldvm 4b* *III ldvm 3*

IV. Lage der Stigmen (vgl. 1905, Abschn. i, S. 498).

Mit der nunmehr geklärten Auffassung über die thoracale Seitenmuskulatur, der Unterscheidung langer, hoch in der thoracalen Seitenwand entspringender dorsoventraler Seitenmuskeln und kurzer, niedrig entspringender sternalpleuraler Seitenmuskeln, stimmt die Lage der Stigmen im Mesothorax überein. Die Frage mag bereits in diesem, für den Mesothorax gleichlautenden Zusammenhange besprochen sein: Vergleicht man nämlich diese Lage im Mesothorax mit derjenigen im Abdomen, so sieht man sie in beiden Fällen entfernt von den tergalen Ansatzstellen der dorsoventralen Seitenmuskeln sich befinden, auf der Höhe etwa der Ursprungsstellen sternalpleuraler Muskeln: *pm5* im Thorax, *pm1—3* im Abdomen.

Mit der Erkenntnis des tergalpleuralen Charakters des *IIpm7*, dessen Kategorienzugehörigkeit 1905 an der Imago noch nicht sichergestellt werden konnte, ergibt sich eine weitere Übereinstimmung für das thoracale Stigma mit den Lagebeziehungen des abdominalen: Indem nämlich der thoracale *pm7* jetzt direkt vergleichbar wird mit dem abdominalen *pm4*, zeigt sich in beiden Fällen — von den geringen Verschiebungen abgesehen — die Lage des Stigma wenigstens ganz allgemein am unteren (ventralen) Ende der tergalpleuralen Muskulatur. Außerdem können die abdominale sternalpleurale und die thoracale Stigmenmuskulatur beide als echt sternalpleural aufgefaßt werden. Mit diesen homologen Lagebeziehungen des Stigma in Beziehung zur Muskulatur stimmt auch die äußerliche Lage überein. Indem nämlich eine beträchtliche Strecke der oberen thoracalen Seitenwand als pleurotergal erkannt ist, verliert die tiefe Lage des Stigma ihr Auffälliges. Nur wenig ventralwärts verschoben, nimmt es in annähernd normaler Lage beinahe die Mitte der morphologisch pleuralen (eupleuralen) Region des unteren Abschnittes der thoracalen Seitenwand ein; die Lagehöhe entspricht auch darin noch mehr der abdominalen, als es 1905 ersichtlich sein konnte. Näheres hierüber zeigt der Vergleich der schematischen Darstellungen V und VI. Im übrigen bestehen die 1905 gezogenen Schlüsse auch heute. Neuerdings neigt auch E. Zander[1] in seiner für diese Frage wichtigen Untersuchung dazu, die Lage des Stigma dem hinteren Rande des zugehörigen Segmentes zuzuweisen. Die Annahme der nach hinten erfolgten Verlagerung des Stigma läßt sich aus den allgemeinen Anschauungen über die kinematischen Verhältnisse in der thoracalen Seitenwand heute noch leichter begründen: durch die Betonung der Bedeutung des episternalen Bezirks für die Beinbewegung (vgl. S. 797, Tabelle S. 803 und 1905, S. 463, 472b, 474c), welche primär an die dorsoventrale und sternalpleurale Muskulatur des vorderen Segmentbezirkes anknüpft; ein Vergleich der Schemata I und II, Taf. XXVII, Fig. 37, 38 mag dies erläutern.

---

[1] Zander, E. Studien über die Honigbiene. I. Die Gliederung des thoracalen Hautskelettes der Bienen und Wespen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1910. Bd. XCV.

Es herrscht eine völlige Übereinstimmung im Thorax mit dem Abdomen, wenn man den thoracalen *pm5* mit dem abdominalen *pm1* und *2* in Vergleich setzt und den nach hinten und unten schrägen Verlauf der thoracalen pleuralen Leiste *lp* erkennt, deren Richtung mit dem Verlauf der tergal weit vorn entspringenden abdominalen medialen Dorsoventralmuskulatur übereinstimmt.

Aus der vorderen Lage dieser für die Beinbewegung primär bedeutsamen Muskulatur vor dem Stigma ergibt sich ohne weiteres die Unmöglichkeit, ein dem abdominalen homologes Stigma sich an den vorderen Rand des thoracalen Segmentes verlagert zu denken. Dem von den thoracalen Stigmen allerdings total verschiedenen Bau der abdominalen Stigmen dürfte eine vorwiegend funktionelle Bedeutung zukommen, mit welcher man auf keinen Fall morphologisch tiefgreifende Unterschiede der thoracalen Segmente gegenüber den abdominalen hinsichtlich der Stigmenlage begründen kann, Unterschiede, welche außerdem zu der im übrigen angetroffenen großen Übereinstimmung in den morphologischen Verhältnissen beider Segmentarten im schroffen Widerspruch stehen würden. Ich halte demnach allerdings die Lage der Stigmen am Hinterende des zugehörigen Segmentes und die Existenz eines prothoracalen und eines mesothoracalen Stigma im Thorax jetzt für durchaus erwiesen.

ζ. Abschluß der Beweisführung.

Es steht nunmehr fest, daß sämtliche langen Seitenmuskeln des Thorax der Kategorie der dorsoventralen Seitenmuskeln angehören. Demnach ist diese dorsoventrale Seitenmuskulatur primär an der Beinbewegung beteiligt und sekundär an der Flügelmechanik. Sie zeigt hierbei den medialen Dorsoventralmuskeln analoge Verhältnisse (vgl. S. 697 und S. 802).

Die Folgerungen, die sich hieraus für den Prothorax ergeben, sind bereits im einzelnen (vgl. S. 748, 771f., 778, 784f.) begründet und werden bei der Betrachtung des Prothorax zusammengefaßt (S. 513ff.).

Weiterhin folgt daraus, daß die tergalen Ansatzstellen dieser Muskeln tief an der thoracalen Seitenwand hinabrücken (vgl. Textfig. 29, *ldvm2*; 31, *ldvm4*, 33; *ldvm1, 3*), daß wir also tief in der thoracalen Seitenwand Anteile der tergalen Region enthalten sehen. Während im ersten Stadium sämtliche dorsoventralen Seitenmuskeln gleichartig an der einheitlichen thoracalen Seitenwand entspringen, ergeben sich in der Imago, infolge sekundärer Gestaltungsverhältnisse des Skelettes darin Verschiedenheiten (vgl. S. 634, 793, Bd. CI, S. 626f.).

Diese aus der dorsoventralen Natur der langen Seitenmuskeln, besonders des *ldvm4* gezogene Konsequenz für die Pleurenauffassung, d. h. die Notwendigkeit dorsale Anteile so tief pleuralwärts zu verlegen, hat etwas Überraschendes und Ungewohntes an sich. Zwar bedarf es hier keiner Zweifel mehr; denn um es noch einmal zu wiederholen: Wenn nur für die langen Flügelmuskeln allein der Beweis ihrer dorsoventralen Natur feststeht, so ist damit schon jene Konsequenz eingeleitet, und es ist die Übertragung auf den Hüftmuskel *ldvm4* nur noch graduell. Das Widerstreben gegen eine solche Folgerung, für die ein wie im vorliegenden Falle exakter Beweis bisher noch nicht geführt worden war, ist lediglich Gefühlssache und der Hang am Herkömmlichen.

3. Morphologische Folgerungen aus der Auffassung der episternalen und epimeralen langen Bein- und Flügelmuskeln als dorsoventrale Seitenmuskeln.

a. Bedeutung für die Einteilung der Thoracalsegmente in zwei Bezirke.

Das Auftreten der lateralen Dorsoventralmuskulatur in Form einer getrennten vorderen und hinteren Gruppe fügt sich völlig dem in der übrigen Muskulatur beobachteten Verhalten ein. Entsprechen doch der vorderen episternalen und der hinteren epimeralen dorsoventralen und unterbrochenen Seitenmuskulatur die beiden Gruppen der medialen Dorsoventralmuskeln, ferner die Neigung innerhalb der dorsalen, besonders aber der ventralen Längsmuskulatur, den hinteren, epimeral bezogenen Teil des Tergits bzw. Sternits als einen intersegmentalen Bezirk zu bevorzugen, mit einem Gegensatz der vorderen und hinteren thoracalen Region, der auch im Flügel (vgl. 1904, I. Teil S. 301, 307, 315f.) und seiner Mechanik (1905, III. Teil S. 645f., 665, 3) zum Vorschein kam.

b. Morphologisches über die Auffassung der Pleuralplatten: des Episternum und des Epimeron (vgl. S. 752f.).

Die fest chitinisierten thoracalen Seitenteile sind bei *Gryllus domesticus* wenig bestimmt umgrenzte Skeletstücke, da der Übergang der festen Teile in häutige Bezirke sich allmählich vollzieht und die platten Stücke nicht wie bei andern Insektenordnungen durch Nähte und Furchen scharf umgrenzt voneinander abgesetzt sind. Die Grenzen beider Bezirke der thoracalen Seitenwand, des episternalen und des epimeralen, sind jedoch trotz ihrer Weichhäutigkeit topographisch gut bestimmbar (1905, S. 299ff. u. 306f.). Eine stärkere Chitinisierung ist nur dort bemerkbar, wo das Erfordernis irgendeines mechanischen Vorganges an diese Seitenbezirke herantritt. Dies geschieht zunächst im Anschluß an die als Pleuralleiste tief nach innen vorspringende Falte, durch welche Episternum und Epimeron scharf gegeneinander abgesetzt sind. Die Leiste ist ventral bzw. dorsal ein Widerlager gegen die Mechanismen der Bein- bzw. der Flügelbewegung. Die Chitinisierung der thoracalen Seitenteile ist hier ein Ergebnis der mit genannter Mechanik auftretenden Druck- und Zugwiderstände, wie solche im einzelnen durch die Kraftwirkung eines jeden einzelnen Muskels veranschaulicht werden können. So erfordert die ausschließlich als Beinmuskulatur wirksame laterale Dorsoventralmuskulatur, z. B. *ldvm4*, die Kontinuität fester Chitinteile zwischen der tergalen Ursprungsstelle einerseits und dem Hüftgelenkkopf *ck* der Pleuralleiste *lp* anderseits; so erfordert die tergal als Flügelmuskulatur wirksame laterale Dorsoventralmuskulatur, z. B. *ldvm1a* und *ldvm2*, einerseits zwar eine mehr oder minder freie Beweglichkeit, d. h. gegebenenfalls eine Unterbrechung der fest chitinisierten Kontinuität der thoracalen Seitenwand derart, daß das freie tergale Ende eines solchen Muskels beweglich und mit seinem Skeletstück gegen ein Widerlager, wie z. B. das obere Ende der Pleuralleiste, den Pleuralgelenkkopf, wirksam wird. Anderseits muß die Strecke zwischen dem unteren Ende dieses Muskels und dem Pleuralgelenkkopf einigermaßen fest und zusammenhängend sein — vgl. z. B. die tergalpleuralen und intratergalen Muskeln *pm7—13* — oder sie muß zeitweise mechanisch zu einer Einheit verfestigt werden können, vgl. die langen Flügelmuskeln *ldvm1—3* in ihrer Eigenschaft als Flugmuskeln.

Gegenüber der Chitinisierung solcher, in mittelbarer Abhängigkeit von der Muskulatur als Widerstände auftretender Bezirke des Hautmuskelschlauches gibt eine zweite Art der Chitinisierung, nämlich die der bewegten Teile selbst, sei es, daß dieselben als ganzes — Hüfte — oder durch direkt bewegte, vermittelnde Teilstücke — z. B. den Trochantin und die Flügelgelenkteile — bewegt werden; es ist jene Chitinisierung gemeint, welche in unmittelbaren Anschluß an die Muskelansatzstellen auftritt. Derartige Chitinteile treten in der Imago innerhalb mehr oder weniger weichhäutiger Bezirke der thoracalen Seitenwand (man vgl. *ldvm1a* = *pm2* mit *ldvm2* = *pm6*) als feste Chitinplatten — besonders isoliert im epimeralen Bezirk — auf.

Es sind dies jene Flügelgelenkplatten, welche schon bei der Betrachtung der Imago 1905 als tergale Chitinteile »Stücke des seitlichen Tergits« aufgefaßt wurden, was sich auch jetzt bestätigt. Im episternalen Bezirk ist die Episternalgelenkplatte allerdings nicht unmittelbar mit Muskulatur versehen; dieselbe setzt vielmehr dicht unter ihr am beweglichen, aber nicht als selbständiges Chitinstück abgesetzten Oberende des Episternum an — was 1905 (vgl. aber Tafel XV, Fig. 5) nicht genügend betont wurde. Daraus leitete sich damals die Vorstellung her, es sei hier ein morphologisch tergales Gelenkstück sekundär mit dem Episternum verbunden.

Alle diese Gelenkstücke wurden als tergale Skeletteile der ununterbrochen chitinisierten Seitenwand des Thorax gegenübergestellt, welche als »pleurales« Skeletstück — morphologisch die Flankenregion vorstellend (vgl. 1905, S. 396, 463 u. 492) — aufgefaßt wurde. Die Auffassung über derartige Regionenbildung stand durchaus auf dem Boden der Ansicht, daß bestimmte Bezirke von bestimmter morphologischer Herleitung als solche charakteristisch getrennt bleiben und zwar in der bestimmten Formumgrenzung konstant auftretender Chitinstücke — in einer solchen Weise, daß aus der Form solcher Skeletstücke an sich schon bei vergleichender Betrachtung Rückschlüsse erlaubt seien auf die Gestaltungsverhältnisse in den verschiedenen Insektengruppen, Ordnungen, ja Klassen. Die damals in dieser Weise angestellte Unterscheidung und Beurteilung wird durch die kritische Betrachtung der tergalen Ansatzstellen der langen seitlichen Flügelmuskeln, deren Vergleich mit dem langen Hüftmuskel *ldvm4* (*pm4*) in der Imago, ganz besonders aber erst durch die Befunde im ersten Stadium wesentlich verändert.

Mit dem Fehlen der Flügelmechanik sind im ersten Stadium geänderte kinematische Gesamtbedingungen gegeben. Zwar treten die Flügelmuskeln der seitlichen Dorsoventralgruppe bereits charakteristisch getrennt voneinander auf (S. 796, 798), aber sie sind im ersten

Stadium in mechanischer Hinsicht sämtlich Beinmuskeln. Es sind tergal trotz ihrer charakteristischen, auf die Flügelmechanik bereits hinweisenden Differenzierung und Anordnung die entsprechenden Ausgestaltungen im Skelet nicht eingetreten; sie bleiben latent, denn die Beinmechanik als alleiniges Erfordernis im Bereich der gesamten pleuralen Muskulatur verlangt lediglich die Kontinuität des Skelets zwischen den tergalseitigen Ansatzstellen der betreffenden Muskulatur und der Pleuralleiste bzw. dem Hüftgelenkkopf. Hieraus ist die Ausgestaltung der thoracalen Seitenwand als einheitliche feste Chitinplatte episternal wie epimeral zu verstehen; und diese Vereinheitlichung der Chitinbezirke umfaßt neben den morphologisch pleuralen Bezirken im Gebiet der sternalpleuralen Muskulatur *pm5* auch die morphologisch tergalen Ursprungsbezirke der lateralen Dorsoventralmuskeln, der *ldvm1—3* sowohl, als auch des tiefer und seitlich gelegenen Hüftmuskels *ldvm4*; wobei die in der Imago hinsichtlich der Abgrenzung von Chitinbezirken zwischen den langen Flügelmuskeln gegenüber dem Beinmuskel *ldvm4* (vgl. S. 787) bestehenden undeutlichen, nur graduellen Unterschiede innerhalb der lateralen Dorsoventralmuskulatur im ersten Stadium noch mehr verwischt sind.

Man findet demnach in der thoracalen Seitenwand, der Pleuralplatte, morphologisch tergale und pleurale Anteile ohne eine bemerkliche Abgrenzung gegeneinander vereinigt, eine tergal-pleurale Kontinuität des Skelets, die im ersten Stadium kinematisch begründet schon völlig besteht, welche in der Imago aber nach Maßgabe der Anforderungen mechanischer Natur nur noch teilweise, und zwar im Bereich der Beinmuskeln *ldvm4* und *pm5* dauernd erhalten bleibt. Im übrigen tritt nach dem provisorischen Zustand des ersten Stadiums in der Imago entweder weniger — die langen Flügelmuskeln *ldvm1*, *1a*, *3* — oder mehr — der Flügelmuskel *ldvm2* (*pm6*) und der tergalpleurale Gelenkmuskel *pm7* und zum Teil die intratergalen Muskeln — eine Loslösung von Chitinstücken ein; es kommt damit zur Bildung von Flügelgelenkteilen, die sich allerdings (vgl. S. 477f., 1905) als tergale Skeletteile erweisen: Es sind dies die Tergalgelenkplatten und die Pleuralgelenkplatten des Flügels.

Indem also gewissermaßen »eine seitliche Verlagerung« tergaler Anteile zu pleurotergalem Verhalten eintritt, schwindet die Auffassung, es seien die Pleuralplatten morphologisch einheitliche Gebilde, es schwindet die Möglichkeit, den Begriff topographisch einheitlich begrenzter Bezirke, d. h. festgeformte einheitliche Chitinteile ohne weiteres und in allen Fällen mit dem Begriff einer ihr durchaus kongruenten morphologischen Einheit verbinden zu wollen. Der Begriff »pleural« ist daher nicht im morphologischen, sondern im topographischen Sinne ein einheitlicher Begriff, und es ist daher auch in der vorliegenden Arbeit der Grundsatz befolgt worden, statt von einer »Pleura« nur noch von der »thoracalen Seitenwand« zu reden.

Der Vorgang der Chitinisierung kümmert sich nicht darum, ob er tergale, pleurale und sternale Teile unterbricht oder vereinigt. Hierzu vergleiche man z. B. die Vereinigung des vom Hauptteil des Metanotum abgetrennten und mit dem ersten Abdominaltergit vereinigten, hinteren Abschnittes des Metanotum III*tp* (1904, S. 304, 307 und Fig. 9, Taf. XV). Für den gegenüber dem kinematischen geringeren morphologischen Wert von Chitinbezirken gab es schon früher viele Beispiele. Die kinematische Deutung solcher Bezirke wird durch die vorliegenden Ergebnisse noch mehr gesichert, zugleich mit den daran geknüpften allgemeinen Folgerungen. Solche Beispiele sind unter andern: Die Ausgestaltung der Halshaut (1905, S. 452, 492 u. S. 519 Anm. 14), die Bildung tergaler Vorspangen *tv* (1904, S. 301, 307; 1905, S. 413f., 460, 495), der intersegmentale Abschnitt der sternalen Region, das Sternellum (1904, S. 292, 297; 1905, S. 439, 448, 459, 494), die Parasternalplatte *pst* (S. 702, 1904, S. 312 u. 1905, S. 378), die abdominale intersegmentale Pleuralplatte *pl* (1904, S. 312f.). Bei einem Vergleich mit dem Abdomen muß also darauf verzichtet werden, den Gegensatz zwischen Tergit und Flankenhaut im Thorax etwa durch Unterschiede in der Art der Chitinisierung oder gar durch bestimmte Grenzlinien, Falten oder scharfe Leisten angedeutet zu finden, ein Gegensatz, der ja auch im Abdomen lediglich auf einer bestimmten kinematischen Beziehung in ganz bestimmter Richtung (Atmung) beruht (S. 632; Tafelfig. 11, 34, 38, 43).

Wenn also im Anschluß an die damalige Auffassung 1905, S. 396 oben und S. 463, 3, Abs. 2, die thoracale Pleura als eine aus kinematischen Anforderungen heraus, als Folge der Beinmechanik veranlaßte einheitlich feste Platte mit verschmolzenen tergalen und pleuralen Anteilen gelten muß, so sei hinzugefügt, daß dieser Zustand für das erste Stadium besonders charakteristisch ist (vgl. ferner Bd. CI, S. 629).

Übrigens reichen die abdominalen Rückenschienen sehr weit seitlich hinab in ein Niveau, welches dem im Thorax (nach Maßgabe der Muskel-Ursprungsstellen durch L_2 gekennzeichneten) mindestens gleich ist.

Die Untersuchung aber, ob wir hierin einen primären oder sekundären Zustand zu sehen haben, halte ich für durchaus unzulässig mit dem Hinweis auf die Begründung durch die Kinematik.

Wichtiger ist es, dadurch festgestellt zu haben, daß eine ausgesprochene tergal-pleurale Grenze im Thorax fehlt, daß z. B. die ausschließlich im tergalen Bereich auftretende Randfalte des Tergits im Stadium 1 in keinem Fall etwa eine solche Grenze ist — als welche sie bisher wohl meist aufgefaßt wurde. Diese tergale Duplikatur ist demnach als eine intratergale Faltenbildung aufzufassen, d. h. sie ist innerhalb des tergalen Seitenbezirkes etwas besonderes.

c. Folgerungen für die morphologische Auffassung des Flügels.

Es bedürfte keiner andern Beweise mehr, um allein schon aus dem dorsoventralen Charakter der langen seitlichen Flügelmuskeln zu folgern, daß die tergale Falte, welche topographisch als scheinbare seitliche tergale Grenze im ersten Stadium auftritt, — da sie keine seitlich tergale Grenze sein kann — eine rein tergale Duplikatur ist und nichts andres als die larvale Anlage des Flügels bedeutet. Denn sie ist eine kontinuierliche seitliche Fortsetzung der medial-tergalen Fläche, welche jenseits der Duplikatur zum pleuralgelegenen, — mit dem pleuralen Bezirk zu einer einheitlichen Chitinplatte vereinigten — lateral-tergalen Bezirk des Metanotum überleitet: Sie tritt zwischen der medialen und der lateralen Dorsoventralmuskulatur auf und zeigt alle diejenigen Vorbedingungen, die dem imaginalen Flügel zukommen und welche dort weiter ausgeführt sind.

Über die Einzelheiten dieser Beziehungen sei an besonderer Stelle (Bd. CI, S. 623) das Nötige zusammengefaßt, vgl. den Abschnitt über die Morphologie des Flügels. Aber es sei auch an dieser Stelle gesagt, daß in Anbetracht der gegenseitig bedingten Beziehungen zwischen Skelet und Muskulatur und in Anbetracht der Tatsache, daß auch ohne das Schwergewicht der seitlichen Dorsoventralmuskulatur die tergale Natur der Flügel jetzt nachweisbar wäre, die Deutung dieser tergalen Falte als Flügelanlage rückwirkend benutzt werden dürfte, den dorsoventralen Charakter der langen seitlichen Flügelmuskeln zu bekräftigen, welche im Stadium 1 eine seitliche Lage zu dieser Falte besitzen. Im Verfolg unsrer streng logischen Beweisführung aber wurde vorausgesetzt, daß zuerst die dorsoventrale Natur der seitlichen langen Flügelmuskeln und erst dann aus ihr die tergale Natur der Flügel zu folgern sei, ein Beweisgang, welcher 1905 bereits eingehalten war.

4. Vergleich der dorsoventralen Seitenmuskeln im ersten Stadium mit denen der Imago im einzelnen.

Die in den Muskelansätzen im Imaginalstadium und im Stadium 1 bestehenden Verschiedenheiten sind zwar schon zu vorstehender Beweisführung benutzt worden, sie seien hier zusammengestellt:

Im ersten Stadium ist die thoracale Seitenwand unterhalb der Flügelduplikatur eine einheitliche, gleichmäßig flache Chitinplatte, während die lateralen Dorsoventralmuskeln in gleicher Zahl und in gleicher Verteilung entspringen und ansetzen (vgl. S. 634 u. 752 ff.). Sternal sind die Ansatzverhältnisse denen in der Imago völlig gleich, tergal sind Verschiedenheiten in zweierlei Richtung vorhanden:

Hinsichtlich der Muskulatur selbst: Die durch Ansatzverhältnisse am Skelet nicht unterschiedenen zweiten und vierten, etwa gleich hoch entspringenden Seitenmuskeln, der *ldvm2* und der hoch ansetzende hintere Teil *b* des *ldvm4*, gleichen sich durchaus, indem *ldvm4b* (62) anscheinend höher hinaufreicht als in der Imago (absolute Masse sind leider nicht möglich). Abgesehen hiervon ist der topographische Unterschied gegenüber den Flügelmuskeln *ldvm1*, *1a* und *3* weniger ausgeprägt, da im Gegensatz zur Imago die Ursprungsstelle des *ldvm3* dem *ldvm4b* mehr benachbart ist, als den *ldvm1* und *1a*.

Hinsichtlich der Ansatzverhältnisse im Skelet tritt in der Imago eine Ablösung des epimeralen *ldvm2* mitsamt seinem Flügelgelenkstück ein. Die episternalen Seitenmuskeln dagegen bleiben in der kontinuierlichen thoracalen Seitenwand selbst angeheftet. Während aber die episternalen Flügelgelenkmuskeln *ldvm1*, *1a* und *3* auf die bewegliche Episternalgelenkplatte durch eine biegsame Stelle mittelbar Bezug nehmen, ist der Ursprungsort des ausschließlichen Beinmuskels *ldvm4* in beiden Stadien der gleiche am starren Skeletbezirk.

Der in der Imago äußerlich einheitliche *ldvm4* ist im ersten Stadium zweiteilig (vgl. S. 787). Der *ldvm1a* — als Teilmuskel des *ldvm1* aufzufassen — ist als Flügelmuskel in der Imago erheblich kräftiger ausgebildet als im ersten Stadium. Der *ldvm3* ist im Stadium *1* gleichfalls ein Beinmuskel.

Eine besonders erhebliche Zunahme an Stärke erfährt der Flügelmuskel *ldvm2*, der im Stadium 1 noch ein wirksamer Beinmuskel ist, in der Imago aber vorherrschend als Flügelmuskel zu wirken scheint.

5. Spezielle Betrachtungen über die im ersten Stadium und in der Imago übereinstimmend gegebene Differenzierungsart der lateralen Dorsoventralmuskulatur.

Nach Kenntnis des Verhaltens der seitlichen Dorsoventralmuskulatur im ersten Stadium ist es nötig, noch einmal auf die seinerzeit auf Grund der Imaginalbefunde angestellten Betrachtungen zurückzukommen, um sie gemäß der nun sicher gestellten und neuen Ergebnisse zu ergänzen (vgl. 1905, S. 396) und übersichtlich zu machen. Es läßt sich dabei eine Wiederholung mancher bereits 1905 dargestellter Einzelheiten in unsrem neuen Zusammenhang nicht vermeiden, denn es handelt sich ja um die Zusammenstellung von Tatsachen nicht hinsichtlich abgeleiteter Muskeln, sondern hinsichtlich einer neuen Muskelkategorie.

a. Die dorsoventralen Seitenmuskeln an sich.

1. Art der Verteilung und Bewertung derselben hinsichtlich der morphologisch-kinematischen Wechselbeziehung.

Es treten sich zwei Gruppen innerhalb der Kategorie der dorsoventralen Seitenmuskeln gegenüber, welche durch die Pleuralleiste scharf getrennt sind: Die vordere episternale und die hintere epimerale (vgl. S. 722 u. 726).

Im episternalen Bezirk

ist die Muskulatur vielfach geteilt nach Maßgabe kinematischer Vorgänge, welche sternal mit dem Auftreten des Trochantin (Präcoxalplatte) und tergal mit den zahlreichen Teilmechanismen im Costalfelde des Flügels (vgl. 1905, S. 396, 416, 651) auftreten.

Sternal bestehen folgende Sonderungen: Der Trochanteranteil *ldvm3*, der Hüftanteil *ldvm4* und der Trochantinanteil (*cp*) *ldvm1*. Das Auftreten dieser drei Muskeln ist ausschließlich auf die Beinmechanik zurückzuführen, was sie aber nicht hindert, daß sie in der Imago, wenn auch nebensächlich, an der Flügelbewegung beteiligt sind. Dies gilt — mehr als für den Muskel des Trochantin *ldvm1* — für den Trochantermuskel *ldvm3*, welcher bis zu der Imago an Stärke etwas zunimmt.

Tergal ist hinsichtlich der Bewegung des Flügels der *ldvm1* durch einen neuen Muskel *ldvm1a* ersetzt, einen vorwiegenden Flügelmuskel, welcher als Teilmuskel des ersteren aufzufassen ist, und welcher sich bis zum Imaginalstadium ganz erheblich verstärkt hat. Seine Eigenschaft als Flügelmuskel hindert indes nicht seine Beteiligung an der

Mechanik 1905, III. Teil, S. 662, *B2*, *d*), auch des intratergalen *pm12* (70), während episternal unter Zurücktreten tergalpleuraler Muskeln die erheblichen Kraftwirkungen vorwiegend unter Beteiligung langer Muskeln erzielt werden.

δ. Die Anschauung, daß der imaginale *ldvm2* (*pm6*) gegenüber dem ersten Stadium überhaupt nicht oder nur mit dem geringsten Teil seiner Fasern noch an der Beinbewegung beteiligt sein kann. Im übrigen zeigt gerade diese Betrachtung, wie schwierig das Problem der Deutung und Bewertung der Muskeln ist.

Diese Betrachtung hat uns ohne weiteres auch an dieser Stelle (vgl. die *dvm*, S. 746—751) hingewiesen auf

2. die Frage, ob die mit der Beinmechanik verknüpfte ventrale Differenzierung ausreicht, um auch tergal differenzierend zu wirken.

Es wurde bereits angedeutet, daß die Zunahme der Stärkeverhältnisse einzelner Muskeln diese nicht als ausschließliche Flügelmuskeln kennzeichnet; denn sowohl der Trochantermuskel *ldvm3* als primärer Beinmuskel, wie auch der Trochantinmuskel *ldvm1a* als primärer Flugmuskel nahmen zu, während für den nicht zunehmenden Trochantinmuskel *ldvm1* eine Beteiligung an der Flügelbewegung nicht abzuweisen war. Sind doch auch schon die tergalpleuralen Flügelmuskeln in charakteristischer Weise ausgebildet, ohne daß sie eine Größenzunahme in der Imago erfahren, obwohl sie anscheinend erst dort wirksam werden. Diese Betrachtung, die Abwägung der funktionellen Bedeutung der Muskeln führt also hierüber nicht zum Ziele (S. 748 [758]). Die Frage liegt hier genau so, wie hinsichtlich der Dorsoventralmuskulatur (vgl. S. 746): Es sei daher der Gedankengang nicht noch einmal an dieser Stelle ausführlich wiederholt, sondern es sei lediglich festgestellt, daß die bereits im vorigen Abschnitt vorbereiteten Tatsachen zu gleichen Ergebnissen führen. Danach ist also zwar nicht zu leugnen, daß die Differenzierung der Muskeln als eine Folgeerscheinung ausschließlich der Beinmechanik möglich sein kann, daß aber auch hier schließlich die charakteristische Anordnung, im Zusammenhang mit den in der tergalpleuralen Muskulatur gegebenen Hinweisen, ausreicht, in der tergalen Differenzierung noch etwas mehr als eine Folgeerscheinung der sternalen Differenzierung, nämlich einen speziellen Hinweis auf die Flügelanlage zu sehen. Hinsichtlich der dorsoventralen Seitenmuskulatur wird dies durch das tergal gesonderte Auftreten des Flügelmuskels *ldvm1a* neben dem so nahe verwandten, sternal aus mechanischen Gründen wohl kaum differenzierten *ldvm1* bestätigt. Auch scheint dies der Trochantermuskel *ldvm3* zu beweisen, der in der Imago schon weiter entfernt vom *ldvm4b* ist als im ersten Stadium, im letzteren aber doch wiederum weit mehr gesondert auftritt, als der gleiche Muskel im flügellosen Prothorax (vgl. auch S. 783 u. 789 unten).

b. Vergleich der Verteilung der lateralen Dorsoventralmuskulatur mit jener der sternalpleuralen Muskeln.

Die Beobachtung (vgl. schon 1905, S. 416 und S. 468, ad b), daß überall da, wo ein sternalpleuraler Muskel ansetzt, auch ein lateraler Dorsoventralmuskel zu erwarten ist, lieferte einen wichtigen Gesichtspunkt zur Feststellung des Charakters des Hüftmuskels *ldvm4.* Da an jenen Stellen (S. 770, 777) alle Einzelheiten in Betracht gezogen sind, sei auf jenen Zusammenhang verwiesen. Die besprochenen Tatsachen zeigen jedenfalls eine klare Durchführung des Grundsatzes, daß überall da, wo zwei Muskelkategorien primär sich treffen, beide auch an den dort befindlichen Teilmechanismen teilnehmen, vgl. hierzu die Tabelle S. 803. Daß von Seiten der sternalpleuralen *pm5* kein Trochanteranteil sich mit dem langen Trochantermuskel *ldvm3* am Trochanter vereinigt, bleibt zwar in Anbetracht der Beteiligung seitens der sternalen Muskulatur *bm4* auffallend, kann aber dennoch begründet werden durch die mehr laterale Stellung der *pm5*-Gruppe, welche sich als Hilfsmuskulatur ausschließlich auf den Außenrand der Hüfte beschränkt, während die sternale Muskulatur vom medialen Bezirk her außerdem selbst noch auf diesen Außenrand übergreift und bei ihrer reichlichen Beteiligung eine primäre Bedeutung für die Beinbewegung zu haben scheint (vgl. 1905, S. 472, Abs. b); sie kann ferner begründet werden dadurch, daß eigentlich nur die dorsoventrale Seitenmuskulatur infolge ihrer mehr medialen Stellung mit den medialen Dorsoventralmuskeln zusammentrifft, und daß sich im Metathorax beide Kategorien zudem im übrigen getrennt halten. Immerhin zeigt der Mesothorax, daß eine gemeinsame Beteiligung lateraler und medialer Dorsoventralmuskeln und sternalpleuraler Seitenmuskeln am Coxosternum möglich ist, aber — unter Ausschluß der sternalen Muskeln *bm*, so daß [abgesehen vom *Ivlm8* (126)] ein Zusammentreffen dieser vier Kategorien an einer speziellen Bewegungsstelle ausgeschlossen erscheint.

Mechanik 1905, III. Teil, S. 662, *B2, d*), auch des intratergalen *pm12* (70), während episternal unter Zurücktreten tergalpleuraler Muskeln die erheblichen Kraftwirkungen vorwiegend unter Beteiligung langer Muskeln erzielt werden.

δ. Die Anschauung, daß der imaginale *ldvm2* (*pm6*) gegenüber dem ersten Stadium überhaupt nicht oder nur mit dem geringsten Teil seiner Fasern noch an der Beinbewegung beteiligt sein kann. Im übrigen zeigt gerade diese Betrachtung, wie schwierig das Problem der Deutung und Bewertung der Muskeln ist.

Diese Betrachtung hat uns ohne weiteres auch an dieser Stelle (vgl. die *dvm*, S. 746—751) hingewiesen auf

2. die Frage, ob die mit der Beinmechanik verknüpfte ventrale Differenzierung ausreicht, um auch tergal differenzierend zu wirken.

Es wurde bereits angedeutet, daß die Zunahme der Stärkeverhältnisse einzelner Muskeln diese nicht als ausschließliche Flügelmuskeln kennzeichnet; denn sowohl der Trochantermuskel *ldvm 3* als primärer Beinmuskel, wie auch der Trochantinmuskel *ldvm 1a* als primärer Flugmuskel nahmen zu, während für den nicht zunehmenden Trochantinmuskel *ldvm1* eine Beteiligung an der Flügelbewegung nicht abzuweisen war. Sind doch auch schon die tergalpleuralen Flügelmuskeln in charakteristischer Weise ausgebildet, ohne daß sie eine Größenzunahme in der Imago erfahren, obwohl sie anscheinend erst dort wirksam werden. Diese Betrachtung, die Abwägung der funktionellen Bedeutung der Muskeln führt also hierüber nicht zum Ziele (S. 748 [758]). Die Frage liegt hier genau so, wie hinsichtlich der Dorsoventralmuskulatur (vgl. S. 746): Es sei daher der Gedankengang nicht noch einmal an dieser Stelle ausführlich wiederholt, sondern es sei lediglich festgestellt, daß die bereits im vorigen Abschnitt vorbereiteten Tatsachen zu gleichen Ergebnissen führen. Danach ist also zwar nicht zu leugnen, daß die Differenzierung der Muskeln als eine Folgeerscheinung ausschließlich der Beinmechanik möglich sein kann, daß aber auch hier schließlich die charakteristische Anordnung, im Zusammenhang mit den in der tergalpleuralen Muskulatur gegebenen Hinweisen, ausreicht, in der tergalen Differenzierung noch etwas mehr als eine Folgeerscheinung der sternalen Differenzierung, nämlich einen speziellen Hinweis auf die Flügelanlage zu sehen. Hinsichtlich der dorsoventralen Seitenmuskulatur wird dies durch das tergal gesonderte Auftreten des Flügelmuskels *ldvm1a* neben dem so nahe verwandten, sternal aus mechanischen Gründen wohl kaum differenzierten *ldvm1* bestätigt. Auch scheint dies der Trochantermuskel *ldvm3* zu beweisen, der in der Imago schon weiter entfernt vom *ldvm4b* ist als im ersten Stadium, im letzteren aber doch wiederum weit mehr gesondert auftritt, als der gleiche Muskel im flügellosen Prothorax (vgl. auch S. 783 u. 789 unten).

b. Vergleich der Verteilung der lateralen Dorsoventralmuskulatur mit jener der sternalpleuralen Muskeln.

Die Beobachtung (vgl. schon 1905, S. 416 und S. 468, ad b), daß überall da, wo ein sternalpleuraler Muskel ansetzt, auch ein lateraler Dorsoventralmuskel zu erwarten ist, lieferte einen wichtigen Gesichtspunkt zur Feststellung des Charakters des Hüftmuskels *ldvm4*. Da an jenen Stellen (S. 770, 777) alle Einzelheiten in Betracht gezogen sind, sei auf jenen Zusammenhang verwiesen. Die besprochenen Tatsachen zeigen jedenfalls eine klare Durchführung des Grundsatzes, daß überall da, wo zwei Muskelkategorien primär sich treffen, beide auch an den dort befindlichen Teilmechanismen teilnehmen, vgl. hierzu die Tabelle S. 803. Daß von Seiten der sternalpleuralen *pm5* kein Trochanteranteil sich mit dem langen Trochantermuskel *ldvm3* am Trochanter vereinigt, bleibt zwar in Anbetracht der Beteiligung seitens der sternalen Muskulatur *bm4* auffallend, kann aber dennoch begründet werden durch die mehr laterale Stellung der *pm5*-Gruppe, welche sich als Hilfsmuskulatur ausschließlich auf den Außenrand der Hüfte beschränkt, während die sternale Muskulatur vom medialen Bezirk her außerdem selbst noch auf diesen Außenrand übergreift und bei ihrer reichlichen Beteiligung eine primäre Bedeutung für die Beinbewegung zu haben scheint (vgl. 1905, S. 472, Abs. b); sie kann ferner begründet werden dadurch, daß eigentlich nur die dorsoventrale Seitenmuskulatur infolge ihrer mehr medialen Stellung mit den medialen Dorsoventralmuskeln zusammentrifft, und daß sich im Metathorax beide Kategorien zudem im übrigen getrennt halten. Immerhin zeigt der Mesothorax, daß eine gemeinsame Beteiligung lateraler und medialer Dorsoventralmuskeln und sternalpleuraler Seitenmuskeln am Coxosternum möglich ist, aber — unter Ausschluß der sternalen Muskeln *bm*, so daß [abgesehen vom *Ivlm8* (126)] ein Zusammentreffen dieser vier Kategorien an einer speziellen Bewegungsstelle ausgeschlossen erscheint.

c. Vergleich der Verteilung der dorsoventralen Seitenmuskeln mit jener der medialen Dorsoventralmuskeln.

Die folgende Zusammenstellung soll zeigen, daß die Differenzierungsart innerhalb der beiden dorsoventralen Muskelkategorien, die Verteilung der dorsoventralen Seitenmuskeln am lateralen, die der medialen Dorsoventralmuskeln am medialen Hüftrand, auch ohne daß beide an gemeinsamen Stellen zusammentreffen, interessante Analogien bietet, wie sie ja bei der Ähnlichkeit der sternal und tergal vorliegenden Aufgaben zu erwarten sind (vgl. auch S. 697, ferner S. 744, 780, 787).

1. Die episternale vordere Gruppe der beiden Kategorien.

Von den primären Beinmuskeln treffen sternal die Trochantermuskeln *dvm5* und *ldvm3* zusammen, während der *dvm6* und der *ldvm4* als Muskeln des Hüftrandes in gleicher Bedeutung einander gegenüber stehen, da sie beide mit langer Chitinsehne versehen sind und als Stammmuskeln, d. h. als die Grundlage der weiteren Zerlegungen gelten können. Eine Ähnlichkeit besteht hinsichtlich beider Kategorien einmal darin, daß *dvm5* und *dvm6* ferner *ldvm3* und *ldvm4* im ersten Stadium durch besondere Nähe als speziell zusammengehörig sich erweisen, und daß sowohl der laterale Trochantermuskel *ldvm3*, als auch der mediale Trochantermuskel *dvm5* sich unter Größenzunahme in der Imago sekundär an der Flügelbewegung als Hilfsmuskeln beteiligen.

Von den übrigen Muskeln entsprechen der *dvm1* und der *ldvm1a* (*pm2*) einander als hauptsächliche Flügelmuskeln, als welche sie (vgl. die Mechanik, Stufe 2 u. 3, Unterst. 2, S. 659) gleichsinnig wirken. Während aber der *dvm1* sich direkt vom Stammuskel *dvm6* herleitet, geschieht dies hinsichtlich des *ldvm1a* erst durch die Vermittlung des *ldvm1* und des *ldvm4a*; denn der Trochantin gibt Anlaß zur Zerlegung des Stammuskels am Hüftrand in zwei Teilmuskeln, den Stammuskel *ldvm4b* und die vorderen *ldvm1* und *4a*, wobei es aus kinematischen Gründen vorteilhafter erscheint, wenn der Flügelmuskel *ldvm1a* nicht am Hüftrand selbst, sondern in einem weniger unmittelbar an der Beinbewegung beteiligten Bezirk, wie er der Trochantin *cp* ist, entspringt, also wenn er nicht aus dem *ldvm4* selbst, sondern erst aus dem *ldvm1* hervorgeht. Diese Tendenz wird neben dem mesothoracalen *IIldvm14* (*pm14*, 98) in der Lateralmuskulatur auch hinsichtlich der Dorsoventralmuskulatur — ganz besonders bei andern Insektengruppen — verwirklicht: Denn die gesteigerte Flugmechanik führt zu einer Emanzipation der Flügelmuskeln vom Hüftrande, d. h. sie führt dazu, daß diejenigen dorsoventral verlaufenden Muskeln bei guten Fliegern vorherrschen, welche nicht am Hüftrande, sondern an dem davorgelegenen coxosternalen *cst*-Bezirk angeheftet sind und in solcher Weise ein unabhängiges punctum fixum aufsuchen (vgl. hierzu *IIdvm7* und *IIldvm14*).

2. Die epimerale hintere Gruppe der beiden Kategorien.

Während der lange Seitenmuskel *ldvm2* (*pm6*) als epimeraler Muskel einheitlich bleibt (vgl. aber S. 726), ist die Zerlegung in der medialen Dorsoventralmuskulatur weiter fortgeschritten und zeigt eine zweiteilig auftretende Flügelmuskulatur *dvm3 + 4* als Abkömmlinge des nur als Beinmuskel *dvm2* wirksamen Muskelstammes, eine Wiederholung des im episternalen Bezirk hinsichtlich der *dvm6* und *ldvm4* einerseits und der *dvm1* und *ldvm1a* anderseits durchgeführten Prinzips.

Tabelle für die episternalen Muskeln (vgl. S. 767).

Primär älteste Muskeln als morphologische Ausgangsstelle	mediale Dorsoventralmuskeln	laterale Dorsoventralmuskeln	sternalpleurale Muskeln
1. Stammuskel: Trochanter	*dvm 5*	*ldvm 3*	—
2. Stammuskel: coxa	*dvm 6*	*ldvm 4*	*pm 5a*
Sekundäre Muskeln			
3. Trochantinmuskel	—	*ldvm 1*	*pm 5*
4. Flügelmuskel, bzw. 2. Trochantinmuskel.	*dvm 1*	*ldvm 1a*	*pm 5b*
5. Muskel des Coxosternum im Mesothorax	*dvm 7*	*ldvm 14*	*pm 5d+e*

d. Vergleich der dorsoventralen Seitenmuskulatur im Thorax mit jener im Abdomen.

Zur Ergänzung der 1905, S. 390, unter b angestellten Übersicht sei hier noch einmal ausdrücklich festgestellt, daß die vordere und hintere Gruppe der lateralen Dorsoventralmuskulatur im Thorax den beiden Gruppen im Abdomen vollkommen homolog sind: Die hintere Gruppe tritt hier wie dort unzerteilt auf (vgl. die unterbrochene Seitenmuskulatur S. 701).

Die unterbrochene Seitenmuskulatur und intratergale Muskeln.

(Vgl. 1905, S. 396 u. 463).

a. Sternalpleurale Muskeln.

Indem die bei der Betrachtung der Imago 1905 als sternalpleural aufgeführten lateralen Dorsoventralmuskeln *ldvm1—4* aus dieser Gruppe ausscheiden, enthält die Kategorie nur noch einen, und zwar einen episternalen Muskel; derselbe tritt in der Gestalt einer Gruppe von Teilfasern auf, welche sämtlich — gleich verteilt, wie die dorsoventralen Seitenmuskeln mit Ausnahme eines Trochanteranteils (wie S. 801 bemerkt, S. 780) — auf verschiedene Teilmechanismen der Hüftbewegung Bezug nehmen. Die Zerlegung des Muskels in drei Teilmuskeln ist in beiden Stadien völlig gleich, jedoch wurde unsre Darstellung des Muskels gegenüber der 1905 gegebenen ergänzt. Seine Deutung stößt auch bei einem Vergleich mit den abdominalen Muskeln auf keine Schwierigkeiten: Wie dort der *IIa—IVa ldvm1* mit dem *IIa—IVa pm2*, beides einheitliche Muskeln, sternal zusammentrifft, so ist es auch hier bei dem langen Seitenmuskel *IIIldvm1* und dem kurzen Seitenmuskel *IIIpm5* der Fall. Es stimmt auch ferner überein, daß die Zerlegung in Teilbündel beide Kategorien in gleicher Weise betrifft. Man darf daher den abdominalen *pm2* und den thoracalen *pm5* gemäß einer allgemeinen Homologie für homolog halten. Den Schlüssel dazu gibt einmal die Erkenntnis von der Verwandtschaft der morphologischen Grundlage der Thoracal- und Abdominalsegmente, die schon wiederholt augenfällig war (S. 695, 700f., 740, 741ff.); sodann das Verhalten des ersten Abdominalsegmentes, welches durch seine infolge der Abhängigkeit von der thoracalen Seitenwand mittelbar bedingte, platte, formbeständige, wenn auch noch häutige Flankenregion und ferner durch seine kinematischen Spezialaufgaben (vgl. die Parasternalplatte *pst* als analoger Fall der Beinkinematik) im sternalen Bereich den thoracalen Gestaltungsverhältnissen angenähert ist: Es zeigt, daß in diesem Zusammenhange trotz des Fortfalls andrer Flankenmuskeln im Thorax, z. B. des *pm3*, *pm4* und *ldvm1* gerade der *pm2* als vorderer langer sternalpleuraler Flankenmuskel erhalten bleibt im Zusammenhange mit den sternal neu auftretenden Aufgaben.

Was aus den übrigen sternalpleuralen Muskeln des Abdomens geworden ist, sei später im Zusammenhang erwogen.

b. Tergalpleurale Muskeln und c. intratergale Muskeln.

Die beiden Muskelkategorien werden an dieser Stelle noch im Zusammenhang behandelt entsprechend der 1905, S. 396, 416, 463, gegebenen Zusammenfassung. Im späteren Abschnitt d, Bd. CI, S. 613, werden sie gemäß dem Ergebnis der nachfolgenden Ausführungen getrennt gehalten.

Gegenüber der 1905 gegebenen Darstellung des imaginalen Muskelbestandes (S. 397 oben) sind bei der Nachuntersuchung der Imago keine wesentlichen Ergänzungen notwendig geworden. Jedoch wurden als Ausnahmeerscheinungen in je einem Falle zwei neue Muskeln, der intersegmentale *IIIipm5* (72) und der *IIIpm12a* (71) gefunden, deren Bedeutung bereits besprochen ist; S. 732f. bzw. S. 732.

Hinsichtlich des den Muskeln im ersten Stadium zukommenden typischen Verhaltens im Vergleich mit der Imago fällt neben der Ungleichheit in den Stärkeverhältnissen die reichliche, mit der imaginalen übereinstimmende Differenzierung der tergalpleuralen Muskulatur auf, trotzdem die Teilmechanismen des Flügels nicht vorhanden sind und daher auch nicht im gleichmäßigen einfachen Chitinskelet zum Ausdruck kommen. Dies ist um so auffallender, als ein Teil dieser topographisch tergalpleuralen Muskeln nicht auf eine dem Thorax und dem Abdomen gemeinsame morphologische Grundlage zurückgeführt werden kann, woraus denn ihr Auftreten allein unter Begründung durch morphologische Gesetzmäßigkeiten, die allen Segmenten gemeinsam sind, verständlich wäre. Ein Teil der Muskeln erweist sich vielmehr als Neubildungen, die speziell den flügeltragenden Segmenten zukommen und die in mehr oder weniger unmittelbarem Zusammenhang mit den Teilmechanismen der Flügelbewegung auftreten, überhaupt eigentlich nur aus solcher Beziehung verständlich sind. Diese Muskeln sind daher eine erhebliche Stütze dafür, daß schon im ersten Stadium das Auftreten der Flügelanlage mit tief greifenden Umgestaltungen in der Muskulatur verbunden ist, und daß speziell auch die charakteristischen Lageverhältnisse der medialen und lateralen Dorsoventralmuskeln auf die Anlage eines Flügels sich beziehen (vgl. S. 751 u. 800).

Was die Ungleichheit in den Stärkeverhältnissen dieser Muskulatur im Vergleich der Imago mit dem ersten Stadium angeht, so ist folgendes zu sagen:

Es fällt auf, daß die doch erst in der Imago als Flügelmuskeln funktionierenden, topographisch tergalpleuralen Muskeln — auch wenn sie im ersten Stadium Nebenaufgaben haben — im ersten Stadium nicht etwa schwächer ausgebildet sind, wie es z. B. bei den dorsoventralen Flügelmuskeln beider Kategorien *dvm1* und *5* (53 u. 55), *ldvm1a* und *ldvm3* (60 u. 61) — welche zudem noch eine wichtige Nebenfunktion als Beinmuskeln im ersten Stadium besitzen — der Fall ist, sondern im Gegenteil teilweise kräftiger sind:

Etwas schwächer im Stadium 1 als in der Imago sind: der *IIIpm7* und *IIIpm8* (65, 66).

Im 1. Stadium ziemlich kräftig wie in der Imago: der *IIIpm11* und *pm12a* (70, 71).

Kräftiger im Stadium 1 als in der Imago sind der *IIIpm9* und der *IIIpm10* (67, 68).

Es muß daraus doch gefolgert werden, daß wenigstens die an Stärke abnehmenden *pm9* und *10* im Übergangszustande des ersten Stadiums eine besondere Funktion erfüllen, welche sie in der Imago nicht besitzen, daß sie also eine Art Funktionswechsel erleiden, während die Zunahme des Flügelmuskels *pm7* ganz dem Verhalten zum Zwecke der Flügelmechanik bereits vorgebildeter, zunächst nur mit allgemeinen Nebenaufgaben verknüpfter Muskeln, wie es genannte dorsoventrale Flügelmuskeln sind, entspricht. Welcher Art die besondere mechanische Bedeutung dieser im ersten Stadium viel kräftiger ausgebildeten »tergalpleuralen« Muskeln unter Mitwirkung der übrigen im Übergangszustande des ersten Stadiums ist, kann nicht exakt entschieden werden. Es müßte untersucht werden, ob diese kräftige Ausbildung bereits im Normalzustande des ersten Stadiums rückgeschritten ist. Aber auch ohne dies läßt sich wahrscheinlich machen, daß diese Muskeln bei der Ausgestaltung, d. h. bei der äußerlichen Formung der im ersten Stadium bereits ausgebildeten Flügelfalte durch mechanische Zugwirkung mitwirken, wenn der Embryo dem Ei entschlüpft.

Die Vorstellung eines solchen Vorganges einer grob-mechanischen Formgestaltung — man kann sagen einer etwas rohen Zurechtmachung —hat etwas befremdendes, sie wird aber gestützt durch Vorgänge, die besonders im Bezirk der Halshaut auffällig sind (vgl. Bd. CI, S. 645ff.). Ob diese »latente« Flügelmuskulatur außerdem noch Aufgaben im ersten Stadium besitzt, kann nicht sicher gestellt werden. Dies bedürfte eingehender Studien über die Histologie der Chitinhäute: Es sei nur angedeutet, daß das Chitin auf der Unterseite der Flügelfalte, in deren Übergangsbezirk in die thoracale Seitenwand bis oberhalb der Ansätze der dorsoventralen seitlichen Beinmuskeln *ldvm*, dickfaltig und ligamentös aussieht. Daher liegt die Wahrscheinlichkeit vor, daß das Chitin an dieser Stelle veränderungsfähig bzw. dehnbar ist und dem Wachstum des Tieres entsprechend gedehnt werden kann. Die Funktionsmöglichkeit der Muskeln würde also durch eine solche zweckentsprechende Elastizität zwischen Chitinbezirken durchaus verständlich und angebracht erscheinen. Wie schon erwähnt, zeigt sich ein Unterschied der an oder in Beziehung zu derartig elastischen Ansatzstellen entspringenden tergalpleuralen Muskeln gegenüber den seitlichen Dorsoventralmuskeln, welche an fester Chitinplatte entspringen.

c. Intratergale Muskeln: Auf den Versuch einer morphologischen Deutung der Muskeln wurde 1905 (vgl. S. 390 und 391, ferner S. 397) verzichtet. Unter Verzicht auf spezielle Vergleiche genügte damals die Feststellung, daß die Kategorie tergalpleuraler Muskeln als solche im Thorax und im Abdomen in ähnlicher Weise wiederkehrt. Denn Regionen mit großen, tief greifenden kinematischen Unterschieden im speziellen homologisieren zu wollen, schien unstatthaft.

Die neuen Gesichtspunkte geben aber die Möglichkeit, der Frage noch einmal näher zu treten. Dabei beruht das Schwergewicht der Beurteilung auf der Erkenntnis, daß in der Imago Anteile der tergalen Region tief seitlich in die thoracale Seitenwand hinabreichen (vgl. S. 791 ff.), und es entsteht die Frage, ob und welche der thoracalen, topographisch »tergalpleuralen« Muskeln mit denen im Abdomen verglichen werden dürfen. Hiernach beurteilt ergeben sich zwei verschieden charakterisierte Gruppen topographisch »tergalpleuraler« Muskeln.

1) Die eine Gruppe umfaßt die Muskeln *pm7* (65) und *pm8* (66). Diese Muskeln zeichnen sich dadurch aus, daß sie mit ihrem sternalen Ende tief an der thoracalen Seitenwand herabsteigen und sich dort der sternalpleuralen Region bzw. den tergalen Ursprungsstellen sternalpleuraler Muskeln nähern. Am tergalen Ende treffen sie hingegen mit dem oberen Ende der lateralen Dorsoventralmuskeln *ldvm* zusammen. Sie halten dadurch eine Regel ein, welche für die abdominalen tergalpleuralen Muskeln zutrifft. Sucht man nun in berechtigter Weise die im Abdomen vorliegenden Grundlagen der Verteilung tergalpleuraler Muskeln auf den Thorax zu übertragen, so darf man in dem hinteren, dem *ldvm2* (63) zugewiesenen epimeralen Bezirke des Segmentes zwei tergalpleurale Muskeln auch im Thorax erwarten, einen intersegmentalen *ipm5* (72) und einen *pm4*.

Was den intersegmentalen tergalpleuralen Muskel angeht, so wurde er im ersten Abdominalsegment *Ia ipm5* (41) nachgewiesen, auch trat er in einem Ausnahmefall *IIIipm5* (72) ganz charakteristisch im Metathorax auf, wobei er in der Nähe des Ursprungs des *IIIpm7* (65) entsprang. Es liegt nahe, den unweit des *IIpm7* (101) und am Hinterende des *IIdlm3+4* (84, 85) ansetzenden Muskel *IIIpm8* (66) als intersegmentalen Muskel aufzufassen und ihn mit dem *Ia* und *IIIipm5* zu vergleichen; doch geschieht dies mit allergrößter Zurückhaltung.

Bestimmter darf man einen engeren Vergleich zwischen dem *IIIpm7* (65) und dem *IIa—IVa pm4* (12, 28) ziehen. Im abdominalen *Ia ipm5* (41) trat ein Muskel des ersten Abdominalsegmentes auf, dessen eigentümlich verändertes Verhalten durch die in dem Seitenbezirk der

Flankenhaut hinaufreichende Parasternalplatte *pst* verständlich schien, indem, unter Fortfall eines *Ia pm3* und eines *IIa pm1*, die einheitliche *Ia ipm5*-Muskelmasse den *ipm5* sowohl, als auch den *pm4* enthält. Denn die Gabelung des *IIa ipm5* und des *IIa pm4*, z. B. in seinem Zusammentreffen mit dem *IIIa pm1* bzw. *IIa pm3* (hierbei ist das Schema *II*, Fig. 38 einzusehen), steht mit dem Vorhandensein einer intersegmentalen Bewegungsfalte, der trennenden Segmentgrenze in Beziehung (vgl. den Ausnahmefall der Serie Nr. 8, S. 613 u. 687; S. 701). Indem aber die Parasternalplatte gerade in dieser Intersegmentalfalte entstanden ist und auf diese Weise die beiden Segmente in der Flankenregion kinematisch vereinheitlicht, fällt auch die Zweiteilung des *Ia ipm5* + *pm4* fort, in einem Bezirk mit rückgebildeten kinematischen Erscheinungen, wie er die Flankenhaut des ersten Abdominalsegmentes ja ist. Anders hingegen im Thorax, wo kinematische Aufgaben im epimeralen Flügelgelenkbezirk, im Analgelenk (1904, S. 322, 336; 1905 S. 662, *B2*.) bestehen. Man darf daher den *IIIpm7* (65) mit dem *IIa pm4* (28) ohne weiteres in Homologie setzen, was durch den erwähnten Ausnahmefall, den benachbarten Ursprung des intersegmentalen *III ipm5* mit dem *pm7*, geradezu bestätigt wird. Wir kommen darauf sogleich zurück (S. 813, Abs. 4).

2) Die andre Gruppe umfaßt die tergalpleuralen Muskeln *IIIpm10*, *11*, *12*, vom *pm9* zunächst abgesehen. Diese kurzen Muskeln fallen dadurch auf, daß sie am unteren Ende hoch, ja über den oberen Ursprungsstellen der dorsoventralen Seitenmuskeln, in der thoracalen Seitenwand und am oberen Ende der Pleuralleiste (Pleuralgelenkkopf) entspringen, in einer Region, die durchaus dem tergalen Seitenbezirk entspricht. Diese, dem Anscheine nach d. h. topographisch tergalpleuralen Muskeln sind im morphologischen Sinne in Wahrheit intratergal. Ferner treffen sie am oberen Ende mit dem im Verhältnis zu den seitlich-dorsalen Längsmuskeln *3* + *4* in Normalstellung befindlichen, also nicht verschobenen *IIism* (86) zusammen, sodaß auch dadurch ihnen eine Stellung innerhalb der Region der fehlenden dorsalen Längsmuskulatur des Lateralbezirks *dlm5*, d. h. innerhalb des tergalen Seitenteiles angewiesen ist. Dazu kommt, daß sie sich in keiner Weise mit den abdominalen tergalpleuralen Muskeln vergleichen lassen, denn sie treten auch in der vorderen episternalen Region auf, in welcher das Abdomen überhaupt keine tergalpleuralen Muskeln aufzuweisen hatte. In diesem Zusammenhang darf denn auch noch einmal auf ihre besonders kräftige Ausbildung im ersten Stadium hingewiesen werden.

Diese Muskeln sind daher gegenüber den abdominalen als neu aufgetretene Elemente anzusehen, deren Herkunft zu erwägen bleibt: Entweder sind diese topographisch tergalpleuralen Muskeln Neubildungen, welche außerhalb aller Kategorien auftreten und deren embryonale Entstehung je nach Bedarf möglich sein kann (wie z. B. Muskeln im zweiten Maxillensegment und im Prothorax, Bd. CI, S. 501, 517, 538 u. 619, auftreten); oder man hat es mit Abkömmlingen der im übrigen untergegangenen lateralen dorsalen *dlm5*-Längsmuskulatur zu tun, als deren Restbestände sie in spezieller Art verwertet wurden. Es würde alsdann die Entstehung der Flügel auch unter direkter Beteiligung der dorsalen Längsmuskulatur denkbar sein.

Wie dem auch sei, der tief greifende Unterschied zweier Arten von topographisch tergalpleuraler Muskulatur besteht auf jeden Fall in solcher Weise, daß nur ein Teil auf abdominale Verhältnisse zurückführbar ist, während der andre sich denselben nicht fügt. Behält man aber aus topographischen Gründen die Bezeichnung der letztgenannten intratergalen Muskeln als tergalpleurale bei, so müßte man dem Begriff tergalpleural eine Erweiterung geben und die Ungleichheiten in einer solchen tergalpleuralen Muskulatur unter drei Gesichtspunkte vereinigen:

a. den Zwang einer Kategorie,

b. die Möglichkeit unscharfer, nicht bestimmter Grenzen tergalpleuraler Bezirke innerhalb der thoracalen Seitenwand,

c. die nachgewiesene Möglichkeit von Wanderungen der Muskelansatzstellen und Verschiebungen derselben zueinander.

Jedenfalls ist von einer Homologisierung dieser intratergalen Muskeln mit abdominalen auch im weiteren Sinne abzusehen.

Es will mir daher richtig erscheinen, an einem grundsätzlichen Unterschied echter tergalpleuraler und topographisch tergalpleuraler, d. h. intratergaler Muskeln festzuhalten.

Die Stellung des *IIIpm9* (67) vermittelt in gewisser Weise zwischen beiden Gegensätzen; doch weist auch er trotz tieferen Hinabreichens ein intratergales Verhalten auf, dessen Annahme daher zu bevorzugen ist. Weiteres vgl. Bd. CI, S. 613.

Die Zusammenfassung der gewonnenen Ergebnisse im Vergleich mit der Imago geschieht nach der Kenntnis des Mesothorax auf S. 472 im CI. Bande dieser Zeitschrift.

Weitere Folgerungen.

(Bemerkungen über die Metamorphose der Insekten.)

Während also wenige tergalpleurale Muskeln, die *ipm5*, *pm7*, vielleicht *pm8* infolge der allen Segmenten gemeinsamen Grundlage auch im Thorax morphologisch begründet werden können, und auch ohne Beziehung zur Flügelmechanik ihr Vorhandensein nicht auffallend zu sein braucht, so liegt dies anders für die erwähnten intratergalen Muskeln: Ihr vollzähliges Dasein sowohl, wie ihre charakteristische Anordnung bezeugen mehr noch als die bereits genannten Tatsachen, daß schon im ersten Stadium von *Gryllus domesticus* durch die Muskeldifferenzierung die primären Grundlagen der Flugmechanik sämtlich gegeben sind, und daß im Verlauf der Metamorphose weniger der eigentliche Anfang der Flügelentstehung selbst eintritt, sondern daß lediglich im Skelet aus einfachen Zuständen heraus, welche bereits typisch vorhanden sind, eine allmähliche Fortentwicklung zu komplizierten Zuständen erfolgt, daß also lediglich eine Vergrößerung der Flügelfläche im Verlaufe der Metamorphose aus ihrer räumlich geringen Ausdehnung stattfindet; daß ferner die Herausgestaltung der einzelnen Chitinteile als Folgeerscheinung der bereits gegebenen Muskulatur in mittelbarem oder unmittelbarem Zusammenhang eintritt. Daraus aber, daß die komplizierte Flügelmuskulatur schon embryonal völlig angelegt wird, darf man einmal die Anschauung herleiten, daß der Flügel in seinen wesentlichen Elementen nicht erst nachembryonal entsteht. Sodann darf daraus gefolgert werden, es liege im Wesen der Metamorphose der Grille, als eines Vertreters der Epimorphen überhaupt, begründet, daß eine Neubildung von Muskeln nachembryonal nicht möglich ist, es sei denn durch einfache Teilfaserbildung aus einem bereits schon vorhandenen Stammmuskel heraus. Aber selbst diese ist schon im ersten Stadium von genannten Verschiebungen (vgl. Bd. CI, S. 626f.) abgesehen nahezu beendet, woraus speziell ersehen werden kann, wie tiefgreifend der Besitz von Flügeln auf die Gestaltungs- und Entwicklungsverhältnisse der Insekten eingewirkt hat.

Sieht man aber anderseits bei Holometabolen aus der Tatsache, daß eine Neubildung von Muskeln zu besonderen Zwecken in der Imago anscheinend nur möglich ist durch die Rückkehr zu histolytischen bzw. embryonalartigen, histogenetischen Zuständen im Puppenstadium, und sieht man diese histogenetischen Vorgänge bei den verschiedenen Insektengruppen innerhalb des Puppenstadiums sich mehr oder weniger vollständig und tiefgreifend vollziehen — indem sich diese Vorgänge oft nur auf geringe Teile des Tieres beschränken —, so steht nun für *Gryllus domesticus* die Frage offen, wie dessen Metamorphose sich zu jener der Holometabolen verhält, d. h. wie die Metamorphose der Epimorpha gegenüber der Metamorphose Holometaboler zu beurteilen ist. In dieser Hinsicht läßt sich einmal feststellen, daß bei *Gryllus* zwar Muskeln, welche von grundlegender morphologischer Bedeutung sind, in ausgedehntem Maße nachembryonal zugrunde gehen, daß aber anderseits nur wenige unwesentliche Muskeln völlig neu entstehen (S. 460 unter 1). Sodann liegt die Vermutung nahe, es möchten die Larven Epimorpher einen Hemmungszustand bezüglich imaginaler Organe ohne jene tiefgreifenden inneren Umgestaltungen vorführen, welche man anders im Hemmungszustande bei larvalen Holometabolen mit seinen tiefgreifenden speziellen larvalen Umgestaltungen (Anpassungen) findet; — daß man bei den Epimorpha also nicht ein allmähliches Fortschreiten in der Entstehung imaginaler Organe während der nachembryonalen Metamorphose vor sich gehen sieht, indem dem aus dem Ei entschlüpften Embryo wesentlich Neues zugefügt wird, sondern daß aus dem Ei ein in seiner wesentlichen Organisationsgrundlage fertiges Tier hervorgeht; — daß im nachembryonalen Zustand hinsichtlich der Flügel ein äußerer Hemmungszustand vorliegt, lediglich eine Zeit des Wachstums und der Größenzunahme, in welcher bei Holometabolen wie bei Epimorphen die imaginalen Anlagen in verschiedener Weise (innerlich bzw. äußerlich) latent bleiben, in einer der Biologie des jeweiligen Larvenzustandes specifisch entsprechenden Form. Für letztere ist das wesentliche Kriterium, ob vor dem Imaginalstadium ein Ruhezustand eintritt oder nicht, ob dort histogenetische Vorgänge vorhanden sind oder nicht.

Die Charakterisierung des ersten Stadiums der Grille hinsichtlich der Metamorphose als ein Hemmungszustand, sowie die Tatsache, daß das Stadium 1 gegenüber dem Embryonalstadium sehr erhebliche Rückbildungserscheinungen von großer morphologischer Bedeutung aufweist, stimmen mit den bisherigen Anschauungen für die Epimorpha und Hemimetabola nicht überein, da man sich dort eine Neuentstehung imaginaler Organe bzw. eine nachembryonale Ausgestaltung des embryonal Gegebenen dachte. Statt dessen ist einerseits zwar die Organisation innerlich hinsichtlich der Muskulatur nahezu fertig und weiter gediehen, als sie äußerlich erscheint; die progressive

Metamorphose schuf hinsichtlich der Flügel bereits einen besonders weit vorgeschrittenen Differenzierungszustand. Anderseits trägt die nachembryonale Organisation des Tieres tiefgreifende Spuren einer frühzeitigen regressiven Metamorphose hinsichtlich der Muskeldifferenzierung. Beide Eigenarten des Stadium 1 sind bei einer Beurteilung der Metamorphose streng getrennt zu halten. Unter der bei der Grille im Übergangszustande des Stadium 1 vorgefundenen regressiven Metamorphose muß ein ganz andersartiger Vorgang verstanden werden, als die Erscheinung der retrograden Metamorphose, welche GERSTÄCKER (1866ff.)[1] u. a. von Coccinen, parasitischen Copepoden und Cirripediern erwähnt und mit den Worten kennzeichnet: wenn eine »größere Zahl der Einzelmuskeln den Larvenformen eigen ist, um bei der Altersform wieder eine beträchtliche Abnahme zu erfahren«.

Die regressive Metamorphose der Grille vollzieht sich im Übergang vom Embryo zum Larvenstadium; sie ist embryonal und in diesem Sinne eine primäre. Das junge Tier tritt mit einer bereits rückgebildeten Muskulatur von vornherein ins Leben. Von diesem Zeitpunkte ab, also im nachembryonalen Larvenleben, ist die Metamorphose progressiv, und es treten bei der Grille, als dem im erwachsenen Zustande vollkommenen Vertreter eines primären Insektentypus keine wesentlichen Änderungen von allgemeiner Bedeutung während der Metamorphose ein gegenüber den Jugendstadien, auf jeden Fall keine sekundären Rückbildungserscheinungen typischer Merkmale, auch solcher nicht, welche die Jugendzustände gegenüber der Imago etwa in besonderer Weise charakterisierten, zumal auch nicht in den Zahlenverhältnissen der Muskeln. Eine regressive Metamorphose mag bei Coccinen möglicher Weise gleichfalls am Ende des Embryonalstadiums auftreten.

Die retrograde Metamorphose GERSTÄCKERS bei den genannten Crustaceen und Coccinen setzt aber als eine sekundäre erst im nachembryonalen Leben ein. Sie verleiht den erwachsenen Tieren (Imago) gegenüber den Larven ganz allgemein den Charakter rückgebildeter, durch sekundäre Rückbildungserscheinungen infolge Parasitismus oder sessiler Lebensweise cänogenetisch stark veränderter Tierformen, welche sich von dem in der Larve noch vorhandenen primären Typus immer mehr entfernen.

Die Andeutungen über die Metamorphose müssen in diesem Zusammenhang vorerst genügen.

---

[1] A. GERSTÄCKER, in BRONNS Klassen und Ordnungen der Arthropoden. Bd. V. Abt. 1. S. 58 unten.

Vergleich der gesamten Seitenmuskulatur des Thorax mit der im Abdomen.

(1905. S. 390.)

Nachdem der Unterschied innerhalb der tergalpleuralen Muskulatur festgestellt worden ist, und demnach ein Teil specifischer Flugmuskeln aus verschiedenen Kategorien für den Vergleich mit den Abdominalsegmenten nicht in Betracht kommt, läßt sich die gemeinsame morphologische Grundlage klarer erkennen.

Es ist erlaubt, den Begriff episternal und epimeral vergleichsweise in übertragenem Sinne vom Thorax auf das Abdomen anzuwenden, indem dieser Begriff an die vordere und hintere dorsoventrale Seitenmuskulatur anknüpft.

Im vorderen episternalen Bezirk des Thorax sieht man die im Abdomen gegebene Verteilung der Seitenmuskeln wiederkehren, indem eine echte tergalpleurale Muskulatur fehlt, die sternalpleurale Muskulatur *Ia pm2* (40) durch den *IIIpm5*-Beinmuskel vertreten ist. Die starke Inanspruchnahme der dorsoventralen Seitenmuskulatur zu flugmechanischer Mitwirkung muß gerade auch aus dem Mangel tergalpleuraler Muskeln zu verstehen sein im Gegensatz zum epimeralen Bezirk, wo der lange Seitenmuskel *ldvm2* in Anbetracht der Mitwirkung des tergalpleuralen *pm7* ungeteilt bleibt. Mitbestimmend sind allerdings hierbei die gegenüber dem epimeralen Bezirk viel komplizierteren Vorgänge der Flügel- und der Beinbewegung.

Im hinteren epimeralen Bezirk sieht man neben dem einheitlichen dorsoventralen Seitenmuskel *ldvm2* die abdominalen tergalpleuralen Muskeln *ipm5* und *pm4* in den metathoracalen *IIIipm5* und *IIIpm7* charakteristisch wiederkehren. Warum die abdominale hintere sternalpleurale Muskulatur *pm3* im Thorax nicht wiederkehrt, ist durch das erste Abdominalsegment morphologisch begründbar. Zwar scheint auch ein *Ia pm4* im ersten Abdominalsegment zu fehlen, und es müßte dies gleicherweise dann auch im Thorax der Fall sein, wo ja *pm3* ebenso fehlt, wie im ersten Abdominalsegment. Gegenüber diesem Einwand liegt der Fall aber so: Die im ersten Abdominalsegment gegebenen tergalen Rückbildungserscheinungen liegen im Thorax nicht vor: Es ist wahrscheinlich, daß *pm4* im *Ia ipm5* potentiell enthalten ist, was bei der nahen Verwandtschaft beider Muskeln unter Fortfall ihres kinematischen Trennungsgrundes in der gleichförmigen Flankenhaut annehmbar ist. Daß hingegen der Fortfall des *pm3* im Thorax und ersten Abdominalsegment als ein prinzipieller aufgefaßt werden kann, zeigt die Tatsache seines Fehlens im ersten Abdominalsegment — einem mit halbstarrer Flankenhaut versehenen Segment — trotzdem in der Parasternalplatte der Beinbewegung analoge kinematische Aufgaben sternal vorliegen, während alle übrigen Muskelkategorien in einer dem Thorax entsprechenden Weise an der Parasternalplatte sich beteiligen. Daß im Metathorax die epimerale Beinmechanik besonders lateral zurücktritt, mag neben dem Auftreten sternaler Muskulatur am äußeren Hüftrand in Gestalt des *bm2* (74) mitbestimmend gewesen sein.

Was aus den abdominalen Stigmenmuskeln *stm* und *pstm6* im Thorax geworden sein kann, sei an andrer Stelle erwogen (S. 471, 616, Bd. CI).

Die sternale Muskulatur.

Die Ausbildung dieser Muskeln im ersten Stadium weicht von der in der Imago nicht wesentlich ab. Das ursprüngliche Auftreten von drei Teilbündeln des *IIIbm2* (74) in zwei gesonderten Gruppen läßt sich als primärer Befund nicht recht begründen. An das Verhalten des *IIIbm1* (73) kann die Vorstellung geknüpft werden, daß im ersten Stadium der unpaare Stammteil der Gabelapophyse noch nicht in dem späteren Maße entwickelt ist: daß also dadurch auf einen Zustand verwiesen wird, in welchem die Entstehung der Gabelapophyse als getrennt paarige seitliche Erhebung ihren Anfang nahm, Erhebungen, die sich später medianwärts trafen in dem Maße, als das laterale Ende frei wurde.

Es gelten im übrigen die 1905, S. 397, gemachten Angaben. Der Mangel eines Unterschiedes zwischen dem ersten Stadium und der Imago bei gleichen mechanischen Bedingungen hinsichtlich der sternalen Muskulatur aber zeigt die gegenseitige Bedingtheit von Skelet und Muskulatur.

Hinsichtlich der Darstellung wurde eine Inkonsequenz beseitigt: Da das Bein nur ein Teilbegriff der sternalen Region mit der ihr eigentümlichen, quer verlaufenden sternalen Muskulatur ist, so kommt in der topographischen Bezeichnung der Muskeln als Musculi pedales (vgl. 1905, S. 360, 515, Anm. 1) ein kinematischer Teilbegriff zum Ausdruck, was vermieden werden muß. Die Muskeln werden also folgerichtig bezeichnet als Musculi sternales (vgl. DÜRKEN 1907, S. 459) mit dem Zusatz »pedales«.

Die Fortsetzung folgt im nächsten Bande CI, S. 445 dieser Zeitschrift.

Erklärung der Abbildungen.

Verzeichnis der allgemein gültigen Abkürzungen und Bezeichnungen (vgl. auch 1905).

Chitinskelet und andre Organsysteme außer der Muskulatur.

a1, vordere Tergalgelenkplatte
a2, mittlere Tergalgelenkplatte } im Meso- und Metathorax;
a3, hintere Tergalgelenkplatte
a, bedeutet am Coxalrand den Vorderwinkel;
a, im Segment der zweiten Maxille, in der Halshaut bedeutet die hintere Kehlplatte;
a, in der Verbindung mit römischen Ziffern als *Ia, IIa, IIIa* usw. bedeutet erstes, zweites, drittes usw. Abdominalsegment;
a, im Abdomen die Intersegmentalfalte zwischen erstem Abdominalsegment und Metathorax;
ak, Analgelenkkopf;
ap, Apodem;
b, b_1, Mittelgelenkstück des Flügels;
b, eine Falte im vorderen Abdomen;
b bedeutet am Coxalrand den Hinterwinkel;
bo, Borste;
C, Kopf;
c, am Coxalrand = äußerer Seitenwinkel und Hüftgelenk, Coxalgelenk;
c, am Unterende der Pleuralleiste *lp* = Hüftgelenkkopf;
c, in der Halshaut = Nackenplättchen;
c, im Abdomen Seitenfalte im zweiten Abdominalsegment;
c_1 u. c_2, Analwurzelplatten des Flügelgelenkes;
Cbr, *gl*, Cerebralganglion, Gehirn;
ch, Chitinplättchen in der Seitenfurche des Abdomens (= *mp* 1905);
ch1, Chitinsehnenplättchen an der Präsegmentallamelle;
chs, chordotonaler Strang;
ck, am unteren Ende der Pleurallamelle = Hüftgelenkkopf (= *c*);
cp, Trochantin, Präcoxalplatte;
cst, Coxosternum;
cx, Coxa, Hüfte mit *a*, *b*, *c*, *d*;
cxr, Coxalrand, Hüftrand;
D, Darm;
d, am Coxalrand der Innenwinkel;
d, in der Halshaut eine Nackenplatte;
dk, Kern einer Dotterzelle;
dor, Dotterreste;
doz, Dotterzellen, Vitellophagen;
dr, Drüsen und deren Gänge;
dt1, der abgeflachte Teil des tergalen paarigen Seitenfeldes;
ed, Entodorsum, endotergale Leiste;
ep, Episternalgelenkplatte;

est, Sternellum, epimerales Sternit; *Oest*, Cephalosternellum; *Iest*, Prosternellum; usw in *I* und *II* mit *va*;

Fa, im Kopfe Facettenaugen;

fa, Falte;

fl, Flügel oder die Duplikatur der Flügelanlage;

fla, Flügelanlage;

fk, die verschiedenartigen Gebilde des Fettkörpers;

fkz, große Fettkörperzellen;

frH, freier Hinterrand der Tergite;

frHh, freier Hinterrand des Halsschildes;

ggl, Ganglion;

hs, Duplikatur des Halsschildseitenlappens;

hy, *hyp*, Hypodermis;

i, in der Halshaut die vordere Kehlplatte;

isfa, Intersegmentalfalte;

Km, Kaumagen;

krm, krümelige Elemente;

L_1, eine gedachte Linie von morphologischer Bedeutung, welche in der tergalen Region den eutergalen Bezirk vom pleurotergalen *plt* trennt und die Ansatzstelle des Flügels kennzeichnet;

L_2, eine gedachte Linie von morphologischer Bedeutung, welche die Grenze der tergalen Region gegen die pleurale angibt;

lp, Pleurallamelle und Pleuralleiste;

ls, seitliche Längsfurche in der abdominalen Flankenhaut;

mp (1904), = *ch*;

ms, Sehne des Mandibularmuskels, des Kaumuskels;

mx1, Segment bzw. Extremität der ersten Maxille;

mx2, Segment bzw. Extremität der zweiten Maxille, auch *2Mx*;

N, *n*, Elemente des Nervensystems;

ocr, Occipitalring, Hinterhauptsring;

Oen, Oenocyten;

p1 u. *p2*, vordere und hintere Epimeralgelenkplatten;

pa, paarige Apophyse, Gabelapophyse;

ph, Phragma; *ph1*, *ph2*, *ph3*, Proterophragma, Deutophragma, Tritophragma;

pk, Pleuralgelenkkopf der Pleuralleiste;

pl_1, Episternum;

pl_2, Epimeron;

pl, Pleuralplatte im Abdomen und in allen Segmenten überhaupt = pleurale Region, im Thorax auch = thoracale Seitenwand ohne morphologische Beziehung;

plf, Pleuralfurche;

plh (auch *ph*), Flankenhaut;

plt, pleurotergaler Bezirk der tergalen Region;

pst, Parasternum, Parasternalplatte im Abdomen;

R, *vR*, *hR*, vorderer bzw. hinterer Nackenraum;

sb, Analraife des XI. Abdominalsegmentes; *Cercus*, Schwanz»borste«;

sp, intersegmentale Chitinspange zwischen erstem und zweitem Abdominalsegment;

spdr, Speicheldrüsen und deren Gänge;

sr, Reservoir der Speicheldrüsen;
st, Sternit, Bauchplatte; *Ost*, Cephalosternum = Kehlhaut, *Ist*, Prosternum, *IIst* und *IIIst*, Meso- und Metasternum;
std, Stigmendeckel;
sti, Stigma;
t, Tergit, Rückenplatte; auch als tergale Region, speziell als eutergaler Bezirk derselben; *Ot*, Cephalonotum = Nackenhaut; *It*, Pronotum; *IIt* und *IIIt*, Meso- und Metanotum;
auch speziell als unpaares tergales Mittelfeld;
t_1, paariges tergales Seitenfeld, insbesondere der gewölbte Teil desselben, vgl. dt_1;
$t + t_1$, Scutum;
t_2, Präscutum;
ta, Tergalfortsatz der Analgelenkplatte *d2*, mit Sporn *s* im Metathorax;
th, Tergalhebel im Flügelgelenk;
tp, Postscutum;
tr, Tracheen;
tro, Trochanter, Schenkelring;
Ttr, Tentorium;
tv, Präsegmentallamelle;
ua, unpaare Apophyse, im epimeralen Sternit, Sternellum;
us, Unterschlundganglion;
vd, *vas dorsale*, Rückengefäß;
O, Segment der zweiten Maxille = der Hinterhauptsbezirk mit Tentorium und die Halshaut;
I, Prothorax;
II, Mesothorax;
III, Metathorax;
Ia, *IIa*, *IIIa*, *IVa* usw bezeichnen die Hinterleibssegmente: Erstes Hinterleibssegment usw.

Muskulatur.

bm, sternale Beinmuskulatur;
bsm18, ein unterbrochener Seitenmuskel;
Cm, Transversalmuskeln des Hinterhauptes;
Cpm, *m. capitis*, Kopfmuskeln;
cxm, Hüftmuskeln;
dm, eigne, nicht thoracale Spezialmuskeln des Darmes;
dlm, *idlm*, dorsale Längsmuskeln;
dvm, mediale Dorsoventralmuskeln;
edvm, mediale Dorsoventralmuskeln (*dvm*) im Abdomen, als Muskeln der Embryonalkinematik;
idlm u. *ivlm*, doppelt und mehrfach intersegmentale dorsale bzw. ventrale Längsmuskeln;
idvm u. *ism*, intersegmentale mediale Dorsoventralmuskeln, erstere in der Richtung tergal- vorn nach ventral — hinten, letztere in der Richtung sternal — vorn nach tergal — hinten;
ipm, intersegmentale Flankenmuskeln im Abdomen;
im, thoracaler Muskel zum Darm;

ldvm, laterale, seitliche Dorsoventralmuskeln = dorsoventrale oder lange Seiten- oder Flankenmuskeln;
ltm16, ein unterbrochener Seitenmuskel;
mm, unbestimmte Muskelmassen;
pm, Pleuralmuskeln: unterbrochene tergalpleurale und sternalpleurale Seiten- oder Flankenmuskeln im Thorax und Abdomen, ferner intratergale Muskeln im Thorax;
rm, Transversalmuskeln, Quermuskeln im Abdomen;
srm8, ein sternaler Muskel;
stim, kurzer spezieller Stigmenmuskel;
stm, langer sternalpleuraler Flankenmuskel des Stigma;
tim, mesothoracaler Befestigungsmuskel des Darmes;
Tm, Transversalmuskulatur des Tentorium;
Ttrm, Kopfmuskulatur des Tentorium;
vdm, Rückengefäßmuskel;
vlm, *ivlm*, ventrale Längsmuskeln;
zm, Apophysenmuskel (Zwischenmuskel zwischen Apodem *ap* und Apophyse *pa*).

Tafel XIX–XXIII.

Fig. 1—21.

Frontalschnittserie Nr. 9 (vgl. S. 613) durch einen frühen nachembryonalen Übergangszustand des Stadium 1.

Die einzelnen Schnitte tragen außer der für die hier getroffene Auswahl gültigen laufenden Ziffer die Reihenziffer, die sie in der ganzen Serie haben.

Allgemeine Vorbemerkungen.

Schwarz bezeichnet sind alle Chitingebilde, also das äußere und das innere Skelet; ferner die Tracheen. Die Ausdehnung, zumal die Breite der schwarzen Konturen, gibt die wahre Dicke des Chitins wieder, oder sie bezieht sich auf eine schräge Schnittführung, was an betreffender Stelle leicht beurteilt werden kann. Die Umrisse des festen Chitins sind im Unterschied von den Textfiguren nicht besonders schematisch verstärkt; sie entsprechen möglichst den natürlichen Verhältnissen.

Die Tracheen sind nur zum Teil eingezeichnet; die hauptsächlichen Stämme wurden wiedergegeben, um späteren Arbeiten, die sich auf die Morphologie des Tracheensystems in seinem Verhältnis zur Muskulatur beziehen müssen, Anhaltspunkte zu geben.

Graue Tönung besitzen alle jene Weichteile, welche nicht muskulöser Natur sind. Dies gilt besonders für die Hypodermis, das Nervensystem, den Darm usw.

Die Hypodermis ist schematisch gehalten, ohne Kerne usw. Sie begleitet alle Chitingebilde (bei den Tracheen wurde sie fortgelassen), und die wechselnde Breite des grauen Tones deutet die wechselnde Dicke der Hypodermis an.

Das sehr schematisch gehaltene Nervensystem zeigt den Unterschied zwischen Fasersubstanz (Punktsubstanz) — punktiert oder gestrichelt — und Ganglienmasse dunkelgrau getönt.

Die Darstellung des losen, weitmaschigen Fettkörpers ist nur stellenweise und willkürlich durchgeführt.

Alle farbigen Elemente der Zeichnung beziehen sich auf die Muskulatur, und zwar drücken die Farbenunterschiede den morphologischen Charakter der Muskeln aus nach Maßgabe von Kategorien. Dies betrifft aber nur die dorsoventralen und pleuralen Muskeln. Die orange Farbe indes bezeichnet eine kinematische Eigenschaft.

Hellrot sind die Muskeln folgender Kategorien: dorsale Längsmuskeln *dlm*, ventrale Längsmuskeln *vlm*, sternale Muskeln *bm* u. a., dorsoventrale Seitenmuskeln = laterale, seitliche Dorsoventralmuskeln *ldvm* (vgl. S. 642 u. 696), ferner Muskeln des Kopfes von nicht dorsoventralem Charakter.

Carminrot bedeutet die Kategorien der unterbrochenen tergalpleuralen oder sternalpleuralen Muskeln (vgl. S. 642, 699) und der intratergalen Muskulatur *pm*, *ifm*, *stm* usw.

Gelb bezeichnet die Muskeln der segmentalen oder intersegmentalen medialen, mittleren Dorsoventralmuskulatur *dvm*, *ism*, *idvm*. Mit gelber Farbe ist auch ein Teil jener nicht näher untersuchten Kopfmuskulatur dargestellt, deren dorsoventraler Charakter durch den Verlauf des Muskels offenkundig ist; solche Muskeln verlaufen von der gewölbten Kopfkapsel abwärts an die Mundgliedmaßen, wie z. B. die Mandibularmuskel.

Mit Orangefarbe sind unter Andeutung kinematischer Gesichtspunkte alle Muskeln dargestellt, welche, gleichviel welcher Kategorie sie angehören, dem spezielleren Embryonalmechanismus angehören und im Normalzustand des Stadium 1 zugrunde gegangen sind.

Die Ansatzstellen der Muskeln an der Hypodermis bzw. am Chitin sind vielfach durch besondere Strichelung gekennzeichnet, zumal dort, wo die Betonung dieser oft nicht sogleich ersichtlichen Tatsache besonders wünschenswert erschien.

Die Bezeichnung der Muskeln wurden im allgemeinen auf die Angabe der Ziffer beschränkt, unter der Voraussetzung, daß die Muskelkategorien durch die Farbe und daß sie dort, wo die hellrote Farbe mehrere Kategorien umfaßt, durch ihre topographische Stellung genügend gekennzeichnet seien. Die Angaben der rechten und linken Seite ergänzen sich in den meisten Fällen und, sollte dies noch nicht ausreichen, so möge man auf der vorhergehenden oder nachfolgenden Abbildung nachsehen. Die Zeichnungen sind unter strenger Anlehnung an die Präparate schematisiert (vgl. S. 607) und entsprechen durchaus den natürlichen Verhältnissen. Allerdings im letzteren sind die Muskeln stellenweise nicht so deutlich getrennt. Es wurde vielfach von der Kombination zweier aufeinanderfolgender Schnitte Gebrauch gemacht.

Die Schnittserie kann mit den schematischen Darstellungen I und II der morphologischen Verhältnisse Fig. 37, 38 unmittelbar verglichen werden; wegen der orange dargestellten vergänglichen Muskulatur wolle man die schematischen Darstellungen der kinematischen Verhältnisse (Schema III u. IV im folgenden Bande CI) einsehen.

Die Kopfmuskulatur wurde zum größten Teile dargestellt um späteren Arbeiten über ähnliche Probleme Anhaltspunkte zu geben.

Die Figuren sind außer Fig. 17*a* im gleichen Maßstabe 110fach vergrößert.

Fig. 1. (Fünfter Schnitt.) Das Halsschild *It* dicht unter seiner Innenfläche: Obere Ansatzstellen der Muskulatur und Pleurallamelle *lp*. Den Unterschied dieser Insertionsstellen von denen der Imago (Bd. CI, S. 523ff.) vergleiche man an Textfig. 4, 1904, S. 295 und 1905, Textfig. 5, S. 424.

Borstenbesatz des Halsschildes. Der im gleichen Schnitt befindliche Teil des Kopfes ist fortgelassen.

Fig. 2. (Siebenter Schnitt.) Kopf, Nackenraum, Prothorax und Flächenschnitt im mesothoracalen Tergit. Letzteres ist im vorderen Teil durch den freien Halsschildhinterrand *frHh* überdeckt, dessen seitliche Teile sichtbar sind (vgl. 1905, Textfig. 9). Die beiden Dorsalfalten *fa* der Nackenhaut (vgl. Bd. CI, S. 539). Im vorderen *vR* und hinteren *hR* Nackenraum die Spezialmuskulatur der Nackenblase *Odlm 0xy* (vgl. Querschnitte 42—49. Bd. CI, S. 531—545 u. Tafelfig. 25).

Fig. 3. (Zehnter Schnitt.) Der occipitale Transversalmuskel *Cm*, der dorsale Längsmuskel *Odlm 1a* und die Spezialmuskulatur *Odlm 0xy* als Antagonisten der abdominalen Dorsoventralmuskeln *edvm 1* u. *2* (Fig. 11—21 dieser Serie u. Taf. XXIV ff., Fig. 22, 26, 29) im vergänglichen (orange) Embryonalmechanismus.

Die Grenzlinie *gr* kennzeichnet die seitliche Grenze prothoracaler dorsaler Längsmuskulatur. Das metathoracale Tergit *IIIt* wird getroffen.

Fig. 4. (Zwölfter Schnitt.) Wie vorher. Ablösung der prothoracalen Pleurallamelle *lp* vom Tergit; Auftreten unterbrochener Seitenmuskeln. Metatergale Hinterrandsborsten.

Diese und die vorhergehende Figur vergleiche man mit der Imago 1905, S. 461, Textfig. 9.

Fig. 5. (14. Schnitt.) Wie vorher. Prothoracale dorsale Längsmuskulatur. Auftreten des oesophagealen Darmes.

Die verschiedenen Modifikationen des Fettkörpers *fk*. Diese und die folgende Figur vergleiche man mit der Imago 1905, S. 462, Textfig. 10.

Fig. 6. (17. Schnitt.) Die hintere Nackenfalte vereinigt sich mit der Intersegmentalfalte *isfa*. Die weiche Nackenhaut *t* ist tergaler Natur (vgl. Bd. CI, S. 564f., 578). Die voneinander durch im Unterschied vom Abdomen tiefe Intersegmentalfalten getrennten Abdominalsegmente zeigen typisch die nach hinten frei vortretenden Hinterenden als Duplikaturen *frHh* und *frH*.

Das erste Abdominalsegment ist getroffen.

Man beachte von jetzt ab die Drehung der prothoracalen Pleuralleiste *Ilp* (vgl. mit 1905, S. 204) und die Umwanderung durch den seitlich dorsoventralen Trochantermuskel *Idvm 2a*. Die Präsegmentallamellen *tv* im Mesonotum mit dem eigentümlichen Darmmuskel *tim* treten auf; im letzteren rechts die intratergale Muskulatur.

Fig. 7. (21. Schnitt.) Im Nackenraum bezeichnet der dorsale Längsmuskel *Odlm 5b* die tergale Region. Der mit *1ax* bezeichnete Muskel ist infolge der in diesem Objekt an dieser Stelle vorliegenden Regenerate (vgl. S. 614) unsymmetrisch und nimmt eine Zwischenstellung zwischen der dorsalen Längsmuskulatur und der occipitalen Transversalmuskulatur des Tentorium *Tm 1+ 2* ein. So entspricht er etwas dem letzteren.

Im vorderen Mesonotum bestehen auf diesem Schnitt äußerst komplizierte Verhältnisse dadurch, daß im seitlichen tergalen Vorderrandsbezirk die Präsegmentallamelle *tv* und das obere Ende *pk* der Pleuralleiste *lp* an der tergalen Fläche zusammentreffen; hier entspringt zugleich die intratergale Duplikatur *fl* des Flügels, der zuerst vorne frei wird und der thoracalen Seitenwand dicht angepreßt herabhängt. Die durch die Pleuralleiste *lp* gekennzeichnete thoracale Seitenwand tritt nunmehr immer mehr in Erscheinung. Sie zerfällt durch die Pleuralleiste in einen vorderen, episternalen pl_1 und einen hinteren, epimeralen pl_2 Bezirk. Im Mesothorax sieht man nur dorsale Längsmuskeln *dlm*, intratergale Muskulatur *pm* und mediale Dorsoventralmuskeln *dvm* (gelb). Das zweite Abdominaltergit ist getroffen.

Fig. 8. (25. Schnitt.) In der Halshaut tritt bereits die vordere Kehlplatte *i* auf, welche von der ventralen Seite her stark nach innen eingezogen ist (vgl. den Muskel *Odvm2d* im vorhergehenden Schnitt, den Querschnitt Textfig. 49, 50, Bd. CI, S. 545 ff. und 1905, S. 443, Textfig. 7). Über *1ax* vgl. vorher. Im Prothorax ist die Drehung der Pleurallamelle *lp* vorgeschritten und ihr Zusammentreffen mit der prothoracalen Gabelapophyse *pa*, vermittelt durch den Muskel *zm* getroffen (vgl. 1904, Textfig. 4, S. 295). Im Mesothorax tritt von jetzt ab auch die lateral gelegene dorsoventrale Seitenmuskulatur *ldvm* (hellrot) — zunächst episternal — auf. Noch keine unterbrochene Seitenmuskulatur. Man verfolgt den Verlauf der Pleuralleiste von dorsal vorn nach ventral hinten.

Das dritte Abdominaltergit ist getroffen.

Fig. 9. (27. Schnitt.) In der Halshaut tritt zum ersten Male ventrale Muskulatur *Ovlm2* auf. An der Kehlplatte *i* ist ein Rudiment des von der rechten Seite von vorn kommenden occipitalen Transversalmuskels des Tentorium *Tm2* zu bemerken, welcher infolge der S. 614 erwähnten Verletzung (vgl. auch Erklärung zu Fig. 7) nicht zur Ausbildung kam. Im Mesonotum ist die Ablösung der Flügellappen weit vorgeschritten; Episternum *pl1* und Epimeron *pl2* sind gänzlich bzw. teilweise frei geworden.

Im Metanotum wiederholen sich die vom Mesonotum (vgl. Erklärung zu Fig. 7) bekannten Komplikationen im tergalen Vorderrandbezirk mit dem Freierwerden der Flügellappen. Man unterscheidet deutlich die beginnende thoracale Seitenwand, gekennzeichnet durch das obere Ende *pk* (den imaginalen Pleuralgelenkkopf) der Pleuralleiste *lp*.

Diesen und den folgenden Schnitt Fig. 10 vergleiche man mit dem etwa auf gleicher Höhe befindlichen Schnitt durch den imaginalen Thorax 1905, Textfig. 11, S. 464.

Das vierte Abdominaltergit ist getroffen.

Fig. 10. (30. Schnitt.) In der Halshaut *O* ist der Transversalmuskel des Tentorium *Tm1+2* infolge mangelhafter Regeneration dieses Bezirkes nur einseitig entwickelt. Der ihm entsprechende Muskel der Gegenseite müßte ihn in gleicher Stärke hier kreuzen (vgl. Textfig. 50 u. 51, Bd. CI, S. 547 ff.); seine Rudimente sind (vgl. auch die vorige Figur) an bzw. neben der linksseitigen Kehlplatte *i* und im rechtsseitigen vorderen Halshautbezirk dieser Figur in *Tm2+2d* zu finden. Ein Dorsoventralmuskel *Odvm2d* ist rechtsseitig nicht ausgebildet.

Die rechtsseitige vordere Kehlplatte *i* ist dementsprechend rudimentär entwickelt und stellt sich hier als eine weniger stark chitinisierte tiefe Falte dar.

Im Prothorax beginnt die Berührung des unteren Endes der Pleurallamelle *lp* mit dem Coxosternum *cst*; an ersterem findet der beständige Teil *5a* des vergänglichen dorsalen Längsmuskels *0dlm5a + b* Ansatz; der erste sternale Beinmuskel *bm4* wird frei.

Im Mesothorax sind die Flügellappen beiderseits völlig abgelöst, wodurch der pleurotergale Teil der thoracalen Seitenwand mit seinem episternalen pl_1 und dem epimeralen pl_2 Bezirk äußerlich frei wird. Der Ursprung der seitlichen dorsoventralen Muskeln *ldvm* unterhalb des Flügels bezeichnet den pleurotergalen Teil, während im Metanotum der vordere Ursprung des *IIIdlm4*, des seitlichen Teilmuskels der medialen dorsalen Längsmuskulatur, und die Ansatzstelle des *pm9* noch im Bereich des eutergalen Bezirkes liegen.

Auch im Metathorax tritt jetzt die seitliche Dorsoventralmuskulatur *ldvm* auf, während der Flügellappen *fl* vorn frei wird.

Im Abdomen treten die tergalen Ursprungsstellen der vergänglichen medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* (orange) und zugleich die segmental sich wiederholenden Gruppen von Oenocyten auf. Man beachte ihre Homologie mit der thoracalen medialen Dorsoventralmuskulatur *dvm* und — im Vergleich mit dem Metanotum III hier besonders gut zu sehen — das gleiche Verhalten im Ursprung des dorsalen Längsmuskels *dlm4* in allen Segmenten.

Diese Figur vergleiche man neben der vorigen mit dem imaginalen Frontalschnitt Textfig. 11, S. 464, 1905. Man kann sich daraus die relativen Größenunterschiede der Dorsoventralmuskulatur unter Zuhilfenahme der kinematischen Tafel, Bd. CI, Fig. 39, 40, veranschaulichen.

Die im Präparat zerstörten Muskeln *Oidvm 1* u. *2* wurden hier schematisch ergänzt.

Fig. 11. (34. Schnitt, kombiniert mit einigen Teilen des 33. und 35. Schnittes) In der Halshaut tritt nach Verschwinden des dorsalen Längsmuskels *Odlm 5a* u. *b* die ventrale, sternale Region, die Kehlhaut *st* mit der großen hinteren Kehlplatte *a* (vgl. 1904, Textfig. 4, S. 295 und 1905, Textfig. 7, S. 443), der Ansatzstelle für die dorsoventralen Muskeln (gelb), auf. Die ventralen Längsmuskeln *Ovlm 2a* u. *b* kreuzen sich.

Wohl als Folgeerscheinung der Verletzung in der rechtsseitigen Halshaut (vgl. S. 614 und vorige Figurenerklärungen) tritt vom rechtsseitigen Dorsoventralmuskel *Odvm2c* ein Teilbündel zum *Odvm2b* über; wie denn überhaupt die Gesamtheit dieser Muskeln durch kräftigere Ausbildung gegenüber den entsprechenden linksseitigen Muskeln, den fehlenden *Odvm2d* zu ersetzen scheint.

Auch im Prothorax wird die ventrale Grenze der tergalen Region durch die Duplikatur des Halsschildseitenlappens *hs*, der hier bereits frei abgelöst auftritt, gekennzeichnet. Letzterer bedeckt hier die feine episternale pl_1 und epimerale pl_2 Flankenhaut.

In dem dem sternellum *est* angeschlossenen epimeralen Bezirk der Flankenhaut erscheint das prothoracale Stigma *sti*. Die mediale und laterale Dorsoventralmuskulatur *dvm* (gelb) und *ldvm* (hellrot) setzt zum Teil bereits am Hüftbezirk an (vgl. die Chitinsehnen!), während der aus fünf Muskeln *ldvm 3* u. *2a*, *dvm 5* u. *8*, *bm 4* bestehende Komplex dorsoventraler und sternaler Trochantermuskeln enger zusammenrückt.

Man vergleiche hiermit den imaginalen Frontalschnitt 1905, Textfig. 12, S. 465.

Im Mesothorax beginnt unterhalb der Grenzlinie L_2 (vgl. im Schema II, Tafel XXVIII, Fig. 38) die eupleurale Region der thoracalen Seitenwand, die echte, der abdominalen Flankenhaut *plh* entsprechende Pleura; während im Metathorax die äußere, die Flügel *fl* umgrenzende Kontur, dem eutergalen Bezirk, die thoracale Seitenwand pl_1 u. pl_2 hingegen dem pleurotergalen Bezirk angehört (vgl. hierzu den Text auf S. 633, 791 u. Bd. CI, S. 629).

Der topographische Gegensatz zwischen der dorsoventralen Seitenmuskulatur *ldvm* (hellrot) und der medialen Dorsoventralmuskulatur *dvm* (gelb) tritt im Mesonotum besonders deutlich hervor; zwischen den Ursprungsstellen beider Kategorien befindet sich der Ansatz des Flügels.

Fig. 12. (38. Schnitt). Im Kopfe tritt die Sehne des großen Mandibularmuskels immer mehr in Erscheinung; vgl. vorhergehende und folgende Schnitte.

In der Kehlhaut *Ost* zeigt die hintere Kehlplatte *a* ihre Anlehnung an das Coxosternum *Icst* des Prothorax, dessen Hüftbezirk ferner das Auftreten des Trochantin *cp* und des vorderen Hüftrandes *cx* mit der Gelenkpfanne *c* zur Anschauung bringt.

Die Flankenhaut zeigt die in der Stigmenmuskulatur, im *pm5* und *ltm1* gering entwickelte unterbrochene Seitenmuskulatur.

Fig. 13. (40. Schnitt mit dem 41. kombiniert.) Im Kopfe tritt das Tentorium *Ttr* auf, über welches der ösophageale Darm übergetreten ist; letzterer zeigt im Kopfe seine besondere Muskulatur. Hinter dem Tentorium liegt im basalen Teil der zweiten Maxille *Mx2* die sternale Maxillenmuskulatur *0bm*, das Ober- und das Unterschlundganglion *Oggl*.

Der Kehlbezirk ist durch eine Querfalte *fa* in zwei Teile getrennt.

Im Prosternum entwickelt sich hinter dem Coxosternum *Icst* und dem Trochantin *cp* immer mehr die Vorderhüfte *cx* mit ihrer Muskulatur. Vgl. das Prothoracalganglion *Iggl* mit den austretenden Nerven.

Vorherrschen sternaler und ventraler längslaufender Muskeln. Die Hüftgelenkspfanne *c*. In der eupleuralen Region der thoracalen Seitenwand im Mesothorax tritt mit *pm5a* sternalpleurale unterbrochene Seitenmuskulatur auf. Im Metathorax sind die Flügellappen frei geworden und sind der durch den Ursprung der dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm* gekennzeichneten pleurotergalen Region der thoracalen Seitenwand dicht aufgelagert.

Im ersten Abdominalsegment *Ia* tritt nach Ablösung der medialen Dorsoventralmuskeln *edvm 1 + 2* vom Tergit der laterale dorsale Längsmuskel *dlm5* im pleurotergalen Bezirk des Tergits in Erscheinung (zwischen L_1 und L_2 im Schema II, Taf. XXVIII, Fig. 38). Dieser Bezirk ist homolog dem ebengenannten der flügeltragenden Segmente des Thorax, in welchem ein *dlm5* fehlt (vgl. S. 741 ff.). Im Abdomen bezeichnet der vordere Ursprung der *dlm4* und die seitliche Grenze der dorsoventralen *edvm*-Muskulatur den Bereich des eutergalen Bezirkes (vgl. Erklärung zur Fig. 10).

Fig. 14. (46. Schnitt, kombiniert mit dem 45.) Die Kopfkapsel — unter Hinzunahme des vorderen Kehlbezirks *mx1* — tritt jetzt einheitlich auf. Das Tentorium bildet vorn einen zweiten Querbalken, von dem aus zwei Fortsätze nach vorn weitergehen. Die Halshaut ist nicht mehr getroffen.

Im Prothorax geht der coxosternale Teil *cst* in den sternalen Vorderrand *Ist* über. Die Hüften sind frei. Man bemerkt in ihnen die fünf Trochanterenmuskeln, den sternalen *bm4*, die dorsoventralen *ldvm3*, und *2a* (hellrot) und *dvm 5* u. *8* (gelb).

Über den eigentümlichen Strang *srm8* vgl. Bd. CI, S. 498.

Im prothoracalen Sternellum tritt die unpaare Apophyse *ua* auf mit der reichlichen ventralen Längsmuskulatur.

Im Mesothorax trifft das lange, von der Pleuralleiste *lp* ausgehende Apodem *ap* mit der paarigen Gabelapophyse zusammen (vgl. 1904, Textfig. 5, S. 299); hier entspringen zahlreiche ventrale Längsmuskeln und sternale Beinmuskeln. Unter basaler Verbreiterung des mit sternalpleuraler Muskulatur *pm5* versehenen Episternum pl_1 (vgl. 1905, Textfig. 3, S. 405) wird das Epimeron pl_2 immer schmaler.

Das mesothoracale Stigma und der die hintere Grenze des Mesothorax bezeichnende Intersegmentalfaltenmuskel *ifm* treten auf.

Die thoracale Seitenwand des Metathorax *III* links enthält die Grenze zwischen pleurotergalem Bezirk und eupleuraler Region. (Linie *L2*.)

In dieser und in der folgenden Figur vergleiche man den Pro- und Mesothorax mit der Imago 1905, Fig. 13, S. 466.

Fig. 15. (49. Schnitt.) Im Kopf ist ein Teil der Dorsoventralmuskeln zu der breiten Mandibularsehne *ms* zusammengetreten. Vom vorderen Tentorium gehen zahlreiche Muskeln an die Mundgliedmaßen (siehe schon die vorige Figur), von dem nunmehr der Basalteil der ersten Maxille *mx1* hervortritt.

Vom Prothorax sind Sternit *Ist* und die beiden Hüftglieder zu sehen.

Im Mesothorax nähert sich der Schnitt den Anheftungsstellen der Beine, was in der Anordnung der Beinmuskeln zum Ausdruck kommt; auch treten die Sehnen der Stammuskeln (vgl. S. 744 u. Bd. CI, S. 588ff.) deutlich hervor. Die Pleuralleiste verdickt sich allmählich am unteren Ende zum Hüftgelenkkopf *ck*. Die Stigmenmuskulatur tritt auf.

Im eupleuralen Teil der thoracalen Seitenwand des Metathorax treten die ersten sternalpleuralen Muskelfasern auf.

Im Abdomen werden die vergänglichen medialen Dorsoventralmuskeln *edvm* vom Tergit frei, und im pleurotergalen Bezirk sieht man die laterale dorsale Längsmuskulatur *dlm5*. Im ersten Abdominalsegment *Ia* ist rechts bereits die weiche pleurale Flankenhaut *plh* getroffen, und es zeigt sich, wie hier die Intersegmentalfalte *isfa* verflacht (vgl. mit links).

Der zwischen den Dorsoventralmuskeln befindliche, lockere Fettkörper ist auf dieser und der vorigen Figur nicht dargestellt.

Fig. 16. (52. Schnitt, ergänzt nach dem 51.)

Im Prosternum entspringen die Gabelapophysen *pa* und in den prothoracalen Hüftgliedern bemerkt man, wie die Muskeln in der breiten, zum Trochanter *tro* führenden Sehne zusammentreten. Im Bereich des Sternellum *est* und von *ua* tritt der vergängliche ventrale Längsmuskel *Ivlm8* des Embryonalmechanismus (Bd. CI, S. 510) auf und setzt an der coxosternalen Platte des Mesothorax an, links zugleich mit dem *IIpm5d* u. *e*, wobei noch die rechts bereits fehlende untere Kante des Episternum pl_1 getroffen ist. Rechts sieht man nun die links vorbereitete sternale Zerlegung in Coxosternum *cst*, Trochantin *cp* und Hüftgelenkkopf *ck* des unteren Endes der Pleuralleiste *lp* deutlich ausgeprägt.

Im Metathorax trifft das lange Apodem *ap* der Pleuralleiste *lp* mit der paarigen Gabelapophyse *pa* durch den Muskel (*zm*) verbunden, zusammen (der metathoracale *ldvm4a* u. *b* ist links im Präparat zerstört).

Im ersten Abdominalsegment *Ia* setzt die mediale Dorsoventralmuskulatur an der Parasternalplatte *pst* an und zeigt, daß der Schnitt in die ventrale Region gelangt. Von dieser Stelle ab kommt auf den folgenden Schnitten infolge der nacheinander eintretenden ventralen Insertion der medialen

Dorsoventralmuskeln und des Auftretens der Ventralplatten nach hinten zu die Flankenregion als ein gesonderter Streifen auf den Schnitten zur Ablösung; es ist die wulstartige, ventralwärts vortretende Flankenhaut mit ihren Muskeln, deren Lagebeziehungen im einzelnen an der Querschnittserie Nr. 8, S. 611 ff., vgl. einen Teil der Textfig. 1—20, S. 645—675, zu ersehen sind. Zugleich treten die hinteren Oenocytengruppen immer mehr auf. Man beachte den chordotonalen Strang *chs.*

Fig. 17.(53. Schnitt.)

a. Totalansicht eines Frontalschnittes durch den oberen Teil der ventralen Hälfte des ganzen Tieres. Der Schnitt trifft das mesothoracale Ganglion, verläuft über dem metathoracalen Ganglion und trifft in den hinteren Abdominalsegmenten die oberen Ansatzstellen der medialen Dorsoventralmuskulatur am Tergit. Es sind sämtliche Segmente, einschließlich der Ansatzstelle der Cerci bei *xa*, getroffen. Die Hypodermis ist nicht dargestellt. Die Figur gibt eine Vorstellung von der Massenentwicklung der auf acht Hinterleibssegmente in je zwei Paaren verteilten, vergänglichen medialen Dorsoventralmuskulatur des Embryonalmechanismus. Durch ergänzende Hinzunahme der in den Figuren 2—5 und in den Fig. 7—10 dieser Serie dargestellten vergänglichen (orange) Muskeln, welche neben dem *Ivlm8* in vorliegender Figur insgesammt die Embryonalmuskulatur der vorderen Körperhälfte veranschaulichen, erhält man einen vollständigen Einblick in den hauptsächlich mit diesen vergänglichen Muskelmassen verknüpften Befreiungsmechanismus der Embryonalkinematik (vgl. Bd. CI, S. 639). Der Anschauung dieser Verhältnisse kommen die Tafelfig. 37—40 und das kinematische Schema, Bd. CI, Tafelfig. 43, zu Hilfe. Zur Ergänzung der durch die einseitige Ausbildung des Tentorium-Transversalmuskels unsymmetrischen Anordnung in dieser Muskulatur vergleiche man Bd. CI, die Textfig. 50, 51, S. 547 f.

Im einzelnen bemerkt man, daß das dorsoventrale Muskelpaar des ersten Abdominalsegmentes I*a edvm1 + 2* ventral einheitlich wird und daß die Muskeln des VIII*a* Abdominalsegmentes caudalwärts schwächer entwickelt sind.

Im neunten und zehnten Abdominalsegment wurden vergängliche Muskeln nicht gefunden; dementsprechend wird auch die Reihe der vergänglichen Dorsoventralmuskulatur *edvm* durch einen umfangreichen Haufen von Oenocyten terminal abgeschlossen. Ein an der Grenze des neunten und zehnten Abdominaltergits entspringender Muskel *dvm* mag nach seinem allgemeinen Verlauf beurteilt, der Kategorie medialer Dorsoventralmuskulatur (gelb) angehören, vielleicht ist er ein intersegmentaler Dorsoventralmuskel. Im einzelnen wurde dieser Befund am Hinterende nicht untersucht.

Die Vergrößerung ist eine 59fache.

b. Der den übrigen Figuren entsprechende Teil (Thorax und vorderes Abdomen) der vorigen Totalfigur.

Im Mesothorax geht vom Bauchganglion der Beinnerv ab.

Im Metathorax beachte man den ventralen Längsmuskel III *vlm4 + 5*, welcher zur Parasternalplatte *pst* verläuft; man vergleiche hierzu die übereinstimmenden Verhältnisse in der Imago an Tafelfigur 35.

Das erste Abdominalsegment gibt mit der folgenden Figur einen vollständigen Einblick in die der imaginalen im wesentlichen entsprechende Muskelverteilung (vgl. Text S. 701). Die weiche Flankenhaut enthält das Stigma *Ia sti.* — In den folgenden Abdominalsegmenten herrschen die Oenocyten vor;

auch finden sich hier, wie auch sonst stellenweise, eigentümliche große Zellen im Innern des Darmes!

Im übrigen vgl. die Erklärung der vorigen Fig. 16.

Fig. 18. (55. Schnitt.) Im Metathorax tritt rechts der Vorderrand des Trochantin *cp* auf, in dessen Fläche die Muskeln *ldvm 1* u. *1a*, *pm5b* und der *IIvlm2b* ansetzen. Die zum Trochanter führende Muskulatur, an welcher sich entsprechend der Regel, vgl. S. 770, drei Kategorien beteiligen, tritt zusammen: *ldvm3*, *dvm5*, *bm4*. Vgl. diese und Fig. 20 mit dem imaginalen Metathorax 1905, S. 466, Textfigur 13.

Im Abdomen trifft der Schnitt bereits den Außenraum unterhalb der Parasternalplatte und unterhalb der rechtsseitigen Seitenränder des zweiten und dritten Abdominalsternits. So kommt der Flankenwulst zur Anschauung, welcher in diesen Frontal-Schnitten infolge seiner eigentümlichen herabgebogenen Lage (vgl. Erklärung Nr. 8 u. 9, S. 611 ff.) annähernd in derselben Weise durch den Schnitt getroffen wird, wie eine normal als Seitenwand der Segmente gelagerten Flankenregion im Sagittalschnitt! Im zweiten Abdominalsegment sieht man die der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* entsprechende zweipaarige Ausbildung der seitlichen Dorsoventralmuskulatur *ldvm* (rot), welche in den oberen Ansätzen durch den dorsalen Längsmuskel *dlm5* von ersterer geschieden und mächtig entwickelt ist; vgl. die Imago in Bd. CI, Tafelfig. 35, 36 u. 40.

Fig. 19. (58. Schnitt, etwas kombiniert mit dem 57.). Im Mesosternum werden die Hüften frei; der mesothoracale *srm8*!

Der Metathorax zeigt rechts sehr typisch die sternale Gliederung in Trochantin *cp*, Hüftrand *cx* und Hüftgelenkkopf *ck* der Pleuralleiste *lp*. Ansatz von *ldvm4*! Die Längsmuskeln *IIIılm1* und *IIIvlm2 + 3* vergleiche man mit dem gleichen Befunde in der Imago (Fig. 35, Innere Ansicht des Abdomen.)

Im Abdomen kommen in der Mitte die sternale Region und beiderseits daneben getrennt die pleurale Region des Flankenwulstes mit seiner unterbrochenen Flankenmuskulatur, — welche lateral-auswärts von der dorsoventralen Flankenmuskulatur *ldvm* liegt — zur Anschauung. Die abdominalen Transversalmuskeln *rm*!

Fig. 20 (60. Schnitt, kombiniert mit dem 59. und 61.). Im Metathorax entsprechen die Lagerungsverhältnisse im linken Hüftgebiet denen im rechten der vorigen Figur. Rechts tritt die Entwicklung der Hinterhüfte selbst stärker hervor, deren oberer Rand die Gelenkfläche bei *c* zeigt. Vom metathoracalen Ganglion *IIIggl* geht rechts der Beinnerv ab.

Im abdominalen Flankenwulst beachte man die doppelten Tracheen, die sich zum Stigma vereinigen. In den Sterniten treten die Lagerungsverhältnisse der ventralen Längsmuskulatur *vlm* sehr deutlich hervor. Das Chitin ist in dieser und der folgenden Figur vielfach in Flächenschnitten getroffen.

Fig. 21. (63. Schnitt, kombiniert mit dem 64.). Vgl. die Erklärung der vorigen Fig. 20. Die mesothoracalen Hüften sind frei und die metathoracalen treten stärker hervor; Ansatz des dorsoventralen Muskels *dvm2 + 3 + 4*. Man vergleiche in den Hüften beider Segmente die dreifache thoracale Trochantermuskulatur und den Querschnitt der Beinnerven. Die Apophysen in beiden Segmenten nähern sich basalwärts.

In den Abdominalsegmenten treten im Sternit die symmetrischen, medianpaarigen *vlm1* beiderseits der Ganglien hervor.

Tafel XXIV.

Figuren 22—25.

Vier typische Querschnitte durch das Abdomen, den Thorax und durch die Halshaut zur Veranschaulichung des Verteilungsprinzips der Muskulatur, insbesondere des Verhaltens der dorsoventralen Muskulatur zur dorsalen Längsmuskulatur und zur Unterscheidung der medialen Dorsoventralmuskulatur (*dvm* gelb, *edvm* orange im Abdomen) von der lateralen Dorsoventralmuskulatur (dorsoventralen Seitenmuskulatur *ldvm*) in den verschiedenen Segmenten. Die dargestellten Schnitte entstammen den Schnittserien Nr. 7 und Nr. 8 (vgl. S. 611 f.) und sind aus der Serie der Textfiguren ausgewählt; die bei den betreffenden Textfiguren gegebenen Erläuterungen beziehen sich auch auf die nachfolgenden Abbildungen. Die Schematisierung der dargestellten Figuren ist in enger Anlehnung an die natürlichen Verhältnisse in ähnlicher Weise geschehen, wie bei den Fig. 1—21 der Frontalschnittserie Nr. 9 (S. 606, 613); — in besonders enger Anlehnung stellenweise in den Fig. 22 und 25 —. Die Querschnitte können daher mit der Frontalschnittserie unmittelbar verglichen werden; hinsichtlich der Farbengebung usw. gelten die dort gemachten Angaben. (S. 818).

Anderseits sind die Tafelfiguren 44—52, Bd. CI, der schematische Ausdruck der nachfolgenden, ja bereits mit andern Schnitten kombinierten Querschnitte und können gleichfalls unmittelbar miteinander verglichen werden.

Fig. 22. Hinterer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (105. Schnitt der Serie Nr. 8, vgl. die Angaben auf S. 611 ff. und die Erläuterungen zur Textfig. 11, S. 665). Der Schnitt erläutert die abdominale Muskelverteilung überhaupt. Der Darm und das Ganglion sind durchaus schematisch gehalten. Die Farben der Muskulatur veranschaulichen die Verteilung der vergänglichen medialen Dorsoventralmuskulatur *ldvm*, sowie das Verhalten der langen (dorsoventralen) *ldvm* und der unterbrochenen *pm* Seitenmuskulatur zur Flankenhaut *plh*.

Vergleiche hierzu auch die Fig. 44, Bd. CI, Taf. XXIX u. S. 672.

Fig. 23. Vorderer Bezirk des tergalen Metathorax und hinterer Bezirk des ventralen Mesothorax im späten nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1.

(73. Schnitt der Serie Nr. 7, kombiniert mit dem 72., vgl. S. 611 und die Erläuterungen zur gleichen Textfig. 33, S. 719).

Der Schnitt erläutert die in den flügeltragenden Segmenten vorliegende typische Muskelverteilung, vgl. hierzu Fig. 47, Bd. CI, insbesondere die dorsoventrale, pleurale und intratergale Muskulatur in ihrem Verhalten zur thoracalen Seitenwand und zur Ansatzstelle der Flügelanlage, ferner die Beteiligung dreifacher thoracaler Muskulatur an der Trochanterbewegung (bei *tro*).

Fig. 24. Mittlerer Bezirk des Prothorax im späten Übergangszustande des Stadium 1.

(37. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Angaben auf S. 611 und die Erläuterungen zur gleichen Textfig. 39, Bd. CI, S. 485).

Der Schnitt erläutert die für den Prothorax typische Muskelverteilung überhaupt, vgl. auch Fig. 49 u. 50, Bd. CI, Taf. XXIX u. S. 674 insbesondere das aus dem Mangel einer Flügelduplikatur folgende Zusammentreffen medialer (gelb *dvm*) und lateraler (hellrot *ldvm*) Dorsoventralmuskulatur, ferner die Einschränkung unterbrochener Seitenmuskulatur und der intratergalen Muskulatur infolge der reduzierten Flankenhaut bzw. infolge des breiten Ursprungsbereiches der dorsoventralen Seitenmuskeln bei Fortfall der Flugfunktion.

Fig. 25. Hinterer Halshautbezirk im späten Übergangszustande des Stadium 1.

(18. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. auch die Angaben auf S. 611 und die Erläuterungen zur Textfig. 44, Bd. CI, S. 535).

Der Schnitt erläutert das Prinzip der Muskelverteilung in der Halshaut, vgl. hierzu auch Bd. CI die Tafelfig. 51 u. 52 u. S. 674 dort. Insbesondere ist das Vorherrschen der vergänglichen (orange) dorsalen Längsmuskulatur des Embryonalmechanismus zu beachten, ferner die reiche Differenzierung der medialen Dorsoventralmuskulatur (vgl. Bd. CI, S. 569, 601, 634) *dvm*, *ism* u. *idvm* unter Fortfall der dorsoventralen und unterbrochenen Seitenmuskulatur bei reduzierter pleuraler Region. Es fällt der Unterschied zwischen den mächtigen Fibrillenbündeln der vergänglichen dorsalen Längsmuskulatur (orange) gegenüber den im Querschnitt kleinen Muskelfasern der bleibenden (rot) auf.

Die Fasern des vergänglichen Teilmuskels *Odlm1α* sind hier schematisch (orange) gehalten, obwohl sie hier, ohne genau unterschieden werden zu können, bereits in der Gesamtmasse der Muskulatur aufgegangen sind.

Tafel XXV u. XXVI.

Figuren 26—33.

Photographische Wiedergabe von acht Querschnitten aus der Serie der Textfiguren zur Darstellung der in den Textfiguren befolgten Art der Schematisierung und zur Veranschaulichung einzelner, nicht näher untersuchter histologischer Verhältnisse, besonders der Degenerationsvorgänge der vergänglichen Muskulatur im Abdomen; ferner zur Veranschaulichung der Oenocyten, des Darminhaltes und der Histologie der Darmwandung. Über die Vergrößerung der Textfiguren vgl. auf S. 607. NB. Die Schärfe der Reproduktion steht der Bildschärfe im Originale nach.

Fig. 26. Hinterer Bezirk des dritten Hinterleibssegmentes im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (120. Schnitt, Serie Nr. 8.) Vgl. die Erläuterungen zur Textfig. 1, S. 645.

Der Schnitt veranschaulicht die Querstreifung der stark kontrahierten medialen Dorsoventralmuskulatur und den aus Dotterresten bestehenden Inhalt des Darmes. Die Darmwand besteht zum Teil aus hohem cylindrischen Epithel. Neben dem Stammteil des Körpers die Querschnitte durch die Hinterschenkel.

Fig. 27. Vorderer Bezirk des dritten Hinterleibssegmentes im Normalzustand des Stadiums 1 (linke Seite im 143. Schnitt der Serie Nr. 5) vgl. die Erläuterung zur Textfig. 7 auf S. 657.

Die lateralen und ventralen Haufen von Oenocyten. Die Wand des mit aufgenommener geformter Nahrung angefüllten Darmes besteht aus flachem Epithel. Beiderseits die Querschnitte der Hinterschenkel.

Fig. 28. Intersegmentaler Bezirk des zweiten zum dritten Hinterleibssegment im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1 (linke Seite im

109. Schnitt der Serie Nr. 8). Vgl. die Erklärung der zugehörigen Textfig. 9 auf S. 663.

Beiderseits befinden sich Ansammlungen von Oenocyten. Hohes Cylinderepithel des von Dotterresten erfüllten Darmes. Beiderseits die Querschnitte der Hinterschenkel.

Fig. 29. Hinterer Bezirk des zweiten Hinterleibssegmentes im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (102. Schnitt der Serie Nr. 8.) Vgl. die Erklärung der zugehörigen Textfig. 12 auf S. 667.

Die Figur zeigt den symmetrischen Aufbau des Querschnittes, die Querstreifung der zugrunde gehenden dorsoventralen Muskelmassen, ferner den aus Dotterresten und Vitellophagen bestehenden spärlichen Darminhalt und die Spalten *spa* im hohen Cylinderepithel der ventralen Darmwand. Neben dem Schnitt die Querschnitte der Hinterschenkel.

Fig. 30. Hinterer bis mittlerer Bezirk des 1. Hinterleibssegmentes im späten nachembryonalen Übergangszustande des Stadium 1. (101. Schnitt der Serie Nr. 7) Vgl. die Erklärung der Textfig. 22, S. 677, welche den 101. Schnitt darstellt.

Die Figur gibt eine Anschauung von den histologischen Vorgängen bei der Degeneration der Dorsoventralmuskulatur.

Fig. 31. Hinterer Bezirk des ersten Hinterleibssegmentes im Normalzustand des Stadium 1, links; (116. Schnitt der Serie Nr. 5). Vgl. die Erläuterungen zur Textfig. 23, S. 679, welche den 117. Schnitt der Serie darstellt.

Die Figur zeigt den fortgeschrittenen Auflösungszustand der embryonalen Dorsoventralmuskulatur, insbesondere die krümeligen Elemente, welche auf den Zerfall der Muskeln und Oenocyten hinweisen. Der Inhalt des Darmes besteht aus geformter Nahrung. Vgl. hierzu Janet 1907 (Anatom. du corselet et histolyse des muscles vibrateurs . . ., Textfig. 39, S. 39, Taf. IV, Fig. 84 u. 91. Adipocytes).

Fig. 32. Intersegmentaler Bezirk zwischen dem ersten Abdominalsegment und dem Metathorax im frühen nachembryonalen Übergangszustande des Stadium I. (83. Schnitt der Serie Nr. 8).

Die Abbildung veranschaulicht die Histologie der Muskulatur und des Darmes usw., vgl. die Erklärung der zugehörigen Textfig. 28 auf S. 711.

Fig. 33. Hinterer Bezirk des Mesothorax mit tergalem Intersegmentalbezirk zum Metathorax im späten nachembryonalen Übergangszustand des Stadium 1. (68. Schnitt der Serie Nr. 7); vgl. die Erläuterungen zur Textfig. 36 auf S. 725.

Tafel XXVII.

Fig. 34. *Gryllus domesticus,* Normalzustand des Stadium 1. Darstellung der durch die Untersuchung betroffenen Bezirke des Hinterhauptes, des Thorax und des vorderen Abdomen. (Vgl. hierzu den Embryo 1905, Textfig. 8, S. 455 und die Imago 1904, Taf. XV, Fig. 1.) Dieses Tier wurde, nachdem es gezeichnet, in die Querschnittserie Nr. 5 (vgl. S. 609) zerlegt. Vergrößerung 28fach. Die Höhenlage der tergalen Seitenränder im Prothorax und in den Abdominalsegmenten gegenüber jener der Flügelduplikatur im Meso- und Metathorax ist zu beachten.

Fig. 35. Innere Ansicht des vorderen Abdomen der Imago von *Gryllus domesticus.* Die Muskulatur der im gedehnten Zustande befindlichen Flankenhaut, des seitlichen Tergits, sowie des seitlichen Sternits in den drei vorderen Abdominalsegmenten, *Ia—IVa*, einschließlich der unmittelbar anschließenden intersegmentalen Muskeln des Metathorax. (Vgl. hierzu die Textfig. 1 u. 1*a*, der Imago 1905, S. 367 u. 372, ferner das Schema I zu S. 373, ferner die nachfolgende photographische Wiedergabe des Bezirks Fig. 36). Die Darstellung ist ein Ersatz für die 1905 gegebene Darstellung, in welcher die feinen vorderen seitlichen Dorsoventralmuskeln *ldvm1* übersehen wurden (vgl. S. 651 ff., 696). Da es glückte, nach Entfernung des Fettkörpers ein unverletztes Total-Präparat zu gewinnen, so konnte mit Hilfe des Winkelschen Projektionszeichenapparates (vgl. S. 606) eine völlig naturgetreue Wiedergabe erfolgen. Der Muskel IV*a ldvm1* ist im Original, vgl. die photographische Wiedergabe Abbild. 36, tergal abgerissen und bei »*x*« nach hinten zurückgebogen. Die Figur enthält die neuen Muskelbezeichnungen. In der Flankenregion tritt die unterbrochene Flankenmuskulatur durch die carminrote Tönung hervor im Unterschiede zur seitlichen Dorsoventralmuskulatur. Der Vergleich mit den Schemata I, III und V der Taf. XXVII, u. Bd. CI, Tafel XXV, Fig. 37, 39, 40, zeigt den Fortfall der medialen Dorsoventralmuskulatur im Abdomen und die Vereinheitlichung des tergalen Muskelbelags der dorsalen Längsmuskulatur; nur im ersten Abdominaltergit blieb mit dem *IIIism* (52) ein Angehöriger der medialen Dorsoventralmuskulatur in seiner Zwischenstellung zwischen lateraler *dlm5* (1905: *dlm2*) und medialer *dlm1—4* (1905: *dlm1*) dorsaler Längsmuskulatur bestehen. Die gelbe Farbe (bzw. orange) ist also in der Darstellung imaginaler abdominaler Dorsoventralmuskulatur nicht verwendbar.

Neben den Chitinplättchen *ch* (in der Seitenfurche *ls*) beachte man den Stigmenschließer *stim*.

Tafel XXVI.

Fig. 36. Innere Ansicht des vorderen Abdomen der Imago von *Gryllus domesticus.* Die photographische Wiedergabe des in Fig. 35 gezeichneten Präparates; die Erläuterungen vergleiche dort.

Das Präparat ist nach vorheriger Entfernung des die Muskeln dicht und allseitig umkleidenden Fettkörpers mit Alauncarmin gefärbt. Die Figur gibt einen Einblick in das natürliche Verhalten der Muskulatur und einen Begriff von der Feinheit des 1905 übersehenen vorderen lateralen Dorsoventralmuskels *ldvm1.* Ganz links ist im vierten Abdominalsegment der Fettkörper nicht entfernt; aus dem Vergleich beider Partien erhellt die Unmöglichkeit, einen Einblick in die abdominale Flankenmuskulatur ohne Präparation des Fettkörpers zu gewinnen. Man beachte den *IIIism* (52) und einen metathoracalen *bm*, wahrscheinlich *bm2* (74).

Tafel XXVII und XXVIII, ferner Bd. CI, Tafel XXV—XXVII.

Figuren 37—42.

Innere Ansichten der linken Hälfte des Thorax und des vorderen Abdomen im Übergangszustande des Stadium 1 und in der Imago.

Sechs schematische Darstellungen zur Kenntnis der Thoracalmuskulatur. [Vgl. die Schemata I u. II der Imago 1905 zu S. 375 bzw. S. 456 (vgl. S. 521)].

Allgemeine Vorbemerkungen.

Die nachfolgenden Schemata I—VI, beziehen sich auf die morphologischen Verhältnisse innerhalb der Muskulatur im Übergangszustande des Stadiums 1 (vgl. Schema I u. II) und in der Imago (vgl. Schema V u. VI), ferner auf die kinematischen Verhältnisse, d. h. auf die Veränderungen innerhalb der Muskulatur, während der nachembryonalen Metamorphose bei einem Vergleich des Übergangszustandes des Stadium 1 mit der Imago (vgl. Schema III u IV)

Der Darstellung sind die im imaginalen Skelet obwaltenden Verhältnisse, soweit eine allgemeine Übereinstimmung mit denen im Stadium 1 vorliegt, zugrunde gelegt. Die Abweichungen, welche sich für das erste Stadium durch das verschiedenartige Verhalten der Präsegmentallamellen *tv* gegenüber der Imago ergeben, konnten nur nach den Querschnittergebnissen beurteilt werden; die nachfolgende Darstellung der Präsegmentallamellen im Stadium 1 ist demnach durchaus schematisch. Im übrigen lehnen sich die Schemata an die natürlichen Verhältnisse etwas enger an, als es bei den für die Imago 1905, besonders für den Thorax gegebenen schematischen Darstellungen der Fall ist. Insbesondere wurde auf eine den natürlichen Verhältnissen noch mehr entsprechende Abschätzung der Größenverhältnisse von Muskelansatzflächen gesehen.

Wesentliche Unterschiede, wie z. B. in den beiden Flügelanlagen, in den Größenverhältnissen der Tergite untereinander je in beiden Stadien, in der Nackenhaut sind berücksichtigt. Gleichwohl bleibt die Darstellung durchaus schematisch: Hinsichtlich der Einzelheiten sind die Beschreibungen selbst einzusehen, besonders sei hinsichtlich der Skeletteile auf die Übersicht auf S. 630—636 verwiesen.

Die Lagebeziehungen der grau getönten, schwarz umrissenen Skeletteile sind hier und da gegeneinander verschoben, so z. B. Hüftgelenkkopf *ck* gegen Hüftgelenkpfanne *c*, vgl. das ».« Zeichen; die Gabelapophyse *pa* gegen das dicht angelagerte Apodem *ap*, wodurch der *zm* stark in die Länge gezogen erscheint. Das ×-Zeichen nahe am Unterende der prothoracalen Pleurallamelle *Ilp* und am unteren Vorderende des Pronotum I deutet an, daß diese Stellen sich in der Natur berühren. Die Muskeln sind durch farbige Linien innerhalb der grauen Skeletteile dargestellt. Die farbig punktierten Ansatzflächen der Muskeln geben nur annäherungsweise die Stärkeverhältnisse der Muskelquerschnitte in ihrem gegenseitigen Verhältnis zu einander wieder. Die gegenüber dem Übergangszustande in der Imago eingetretenen Verschiebungen der Muskelansatzflächen sind nach Möglichkeit berücksichtigt, jedoch bleibt auch hier die Erläuterung der Einzelseiten durch den beschreibenden Teil notwendig. Auf die unter Nr. 45, S. 707ff, beschriebenen Eigentümlichkeiten des metathoracalen medialen ventralen Längsmuskels *IIIvlm1* im Stadium 1 z. B. wurde keine Rücksicht genommen.

Die Längenausdehnung der Muskellinien dagegen entspricht nicht immer der relativen wirklichen Länge, da die Anordnung des auseinandergelegt gedachten Skeletteile zueinander nicht den natürlichen Verhältnissen entspricht.

Die Kategorienzugehörigkeit der Muskeln ist in den morphologischen Schemata aus der Farbe und aus dem Verlauf der Muskeln zu ersehen, in den kinematischen Schemata durch Vergleich mit den morphologischen. Unter der Voraussetzung dieser allgemeinen Anhaltspunkte sind die Muskeln zur Erhöhung der

Übersichtlichkeit meist nur noch mit ihren Ziffern versehen; im übrigen vergleiche man die Zusammenstellung der einzelnen Kategorien auf S. 690 und Bd. CI, S. 587 ff.

Für die Bezeichnungsart gelten die allgemein durchgeführten Zeichen auf S. 639ff. u. 815ff.

Hinsichtlich der Markierung einzelner Besonderheiten ist der Grundsatz befolgt, gedachte Linien im Unterschiede zu der Darstellung von Falten (z. B. in der Flankenregion) als Strich- oder Punktlinien darzustellen.

Von Organsystemen, die nicht zum Bewegungsapparat gehören, sind Darm und thoracale Ganglien in den allerschematischsten Umrissen angegeben.

Fig. 37. Schema I: Die morphologischen Verhältnisse innerhalb der Muskulatur der vorderen Abdominalsegmente im Übergangszustande des Stadium 1.

(Schematische Darstellung der linken Körperseite in der Ansicht von innen.)

Gelbe Linien und Flächen kennzeichnen die medialen Dorsoventralmuskeln *edvm* im Abdomen = *dvm* im Thorax, ferner *ism*. Alle andern Muskeln sind rot und zwar bedeutet die

Hellrote Farbe die Kategorien der ventralen und dorsalen Längsmuskeln *vlm, ivlm* bzw. *dlm*, der Transversalmuskeln *rm* und der seitlichen Dorsoventralmuskeln, d. i. der langen Seitenmuskeln *ldvm*.

Carminrot kennzeichnet in der pleuralen Flankenregion *plh* die Region der unterbrochenen — tergalpleuralen oder sternalpleuralen — Seitenmuskeln *pm, ipm5, stm, pstm6* und *stim*.

Das Schema bringt den Gegensatz zwischen medialer *edvm* und lateraler Dorsoventralmuskulatur *ldvm* zum Ausdruck; beide Kategorien sind tergal getrennt durch den im seitlichen, d. h. pleurotergalen Bezirke der tergalen Region verlaufenden lateralen dorsalen Längsmuskel *dlm5*; beide sind durch je ein Muskelpaar einer vorderen und einer hinteren Segmenthälfte vertreten (vgl. S. 694, 696). In der vorn unter Abhängigkeit von der thoracalen Seitenwand verbreiterten Flankenhaut *plh* sind von den langen dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm* die vorderen und hinteren unterbrochenen Seitenmuskeln zu unterscheiden, von denen die langen sternalpleuralen unterbrochenen Flankenmuskeln über die Längsfurche *ls* der Flankenhaut hinaus aufwärts reichen, während die kurzen sternalpleuralen unterbrochenen Flankenmuskeln den tergalpleuralen in dieser Furche an kleinen Chitinplättchen *ch* (*mp*) begegnen. Über die Vereinfachungen innerhalb der Muskulatur im ersten Abdominalsegment, vgl. S. 672ff., 703.

Strichlinien in der Flankenhaut geben die Segmentgrenzen an; die ganz ausgezogenen Linien stellen das Faltensystem innerhalb derselben dar, und zwar entspricht die Faltenlinie *a* der 1905 in Taf. XV, Fig. 2, vor dem Stigma *Ia, sti* und vor der Parasternalplatte *IIa, pst* als Segmentgrenze auftretenden Falte; Faltenlinie *b* der ebendort hinter dem Stigma und vor der Parasternalplatte, Faltenlinie *c* der vom Vorderrande des zweiten Abdominaltergits an den Hinterrand des zweiten Abdominalsternits verlaufenden Falte; letztere gibt die pleurale Längsfurche *ls* ab.

Fig. 38. Schema II. Die morphologischen Verhältnisse innerhalb der Muskulatur der Thoracalsegmente und

im Segment der zweiten Maxille, der Halshaut, im Übergangszustande des Stadium 1.

(Schematische Darstellung der linken Körperseite in der Ansicht von innen.)

Hinsichtlich der Darstellung der Skeletbezirke sei besonders auf die Duplikaturen der Flügel und des Halsschildseitenlappens sowie auf deren verschiedene Höhenlage hingewiesen. Die in der Imago beobachteten zarten Schwielenplättchen der Halshaut (vgl. 1904, Textfig. 2, S. 291 und das Schema II zu S. 456) sind zum Teil auch im Stadium 1 beobachtet worden, vgl. Textfig. 42—45, Bd CI, S. 531 ff. bei *c*. Da sie aber nicht näher untersucht wurden, sind sie im Schema nicht berücksichtigt.

In der Darstellung der Muskulatur gelten hinsichtlich der Farben und der Bezifferung der Muskeln die Angaben für das Schema I. Es sind:

gelb: die medialen Dorsoventralmuskeln *dvm* (= *edvm*), *ism*, *idvm*.

hellrot: die Kategorien der dorsalen *dlm*, *idlm* und ventralen *vlm*, *ivlm* Längsmuskeln, der langen dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm*, der sternalen Muskeln *bm*, *zm* und sonstigen Muskeln *tim*, *im*, ferner der Transversalmuskeln *Tm*, *Cm*, *rm*;

carminrot: in der Flankenregion bzw. in der thoracalen Seitenwand die Kategorie der unterbrochenen Seitenmuskeln *pm*, *ipm*, *stm*, *ifm*, *bsm*, *ltm*.

Das Schema bringt den zwischen der medialen (gelb) und der lateralen (hellrot) Dorsoventralmuskulatur primär bestehenden Unterschied zum Ausdruck.

In jenem, dem abdominalen homologen Raume, welcher im Abdominaltergit vom lateralen dorsalen Längsmuskel *dlm5* zwischen den beiden Kategorien der Dorsoventralmuskulatur eingenommen wird, befindet sich in den flügeltragenden Segmenten die Duplikatur der Flügelanlage *fl*; deren Lage entspricht in den Abdominaltergiten die Linie *L1*. Die mediale Dorsoventralmuskulatur hält die mediale Seite, die Innenseite des Flügelansatzes und des Hüftrandes besetzt, während sich die äußere, die laterale Dorsoventralmuskulatur *ldvm* an der Außenseite beider Bewegungsorgane befindet, zwar tergal, aber unterhalb der Flügelduplikatur ansetzt (vgl. S. 696 f., 789, 802).

Der im Abdomen unterhalb der Linie *L1* befindliche Teil des Tergits bzw. der entsprechende unterhalb der Flügelanlage befindliche obere Abschnitt der kräftig chitinisierten thoracalen Seitenwand ist morphologisch tergaler Natur; er wird als pleurotergaler Bezirk der tergalen Region von dem tergalen Ansatzbereich der lateralen Dorsoventralmuskulatur, der tergalpleuralen unterbrochenen Seitenmuskeln *pm* eingenommen, sowie im Thorax von der diesem eigentümlichen neuen Kategorie intratergaler Muskulatur (vgl. S. 806) gänzlich besetzt gehalten. Die laterale Grenze des pleurotergalen Bezirks, d. h. der tergalen Region überhaupt, befindet sich topographisch erkennbar im Seitenrande der Abdominaltergite und im Thorax entsprechend dem gekennzeichneten Muskelansatzbereich auf etwa gleicher, durch die Linie *L2* bestimmter Höhe. Im Prothorax wiederum fällt diese Linie mit dem Ansatz der Duplikatur des Halsschildseitenlappens und in der Halshaut oberhalb der Kehlplatten *a* u. *i* mit der unteren Grenze des lateralen dorsalen Längsmuskels *Odlm5a* + *b* zusammen, welcher dem abdominalen *dlm5* homolog ist. Man ersieht hieraus, in welcher Weise Grenzen morphologischer Natur unbekümmert um die Art der Chitinisierung verlaufen können (vgl. S. 794). Es kommt auch ein morphologischer Unterschied zum

Ausdruck, welcher darin besteht, daß in den flügeltragenden Segmenten die Duplikatur der Flügelanlage *fl* sich zwischen den beiden Kategorien dorsoventral verlaufender Muskeln befindet, während im Prothorax die Duplikatur des Halsschildseitenlappens *Hs* lateralwärts unterhalb der beiden Kategorien liegt, daß also keine Homologie zwischen Flügel und Halsschildseitenlappen aufgestellt werden kann (vgl. Bd. CI, S. 523 ff., 633).

Im Thorax entspricht die unterbrochene tergalpleurale und sternalpleurale Seitenmuskulatur generell dem Verhalten in der abdominalen Flankenhaut (vgl. S. 806 ff., Bd. CI, S. 610) und ist von der dorsoventralen Muskulatur zu unterscheiden.

In der Halshaut, dem vorwiegend für die intersegmentale Funktion bedeutsamen Segmente, fehlen die Kategorien der Seitenmuskulatur völlig, während die mediale Dorsoventralmuskulatur in zahlreiche intersegmental wirksame Einzelmuskeln zerlegt ist (vgl. Bd. CI, S. 575 ff., 634).

In den Teilbezirken der sternalen Hüftregion kommt die Regel von der gleichwertigen Beteiligung verschiedener Muskelkategorien in gleichen Bewegungsbezirken an gleichartigen Bewegungsvorgängen treffend zum Ausdruck (vgl. S. 770).

Hinsichtlich des verschiedenen Verhaltens der Muskulatur zu gleichen, homologen Skeletgebilden in den verschiedenen Thoracalsegmenten und in der Halshaut ist ein Vergleich z. B. der Regionen der unpaaren Apophyse *ua* von Interesse: dieselbe entsendet im Prosternellum *Iest* die zahlreichsten Muskeln *Ivlm 1, 2, 3* u. *8*, den sternalen Beinmuskel *bm7*; sie empfängt den *Ivlm7*. Die paarige Apophyse *pa* empfängt den *Ovlm3, 4*, u. *5*, sie entsendet die sternalen Beinmuskeln *bm 1, 2, 3, 4*, die ventralen Längsmuskeln *Ivlm 4, 5, 6, 7*, den intersegmentalen Dorsoventralmuskel *Iism* und den Gabelseitenmuskel *Zm*.

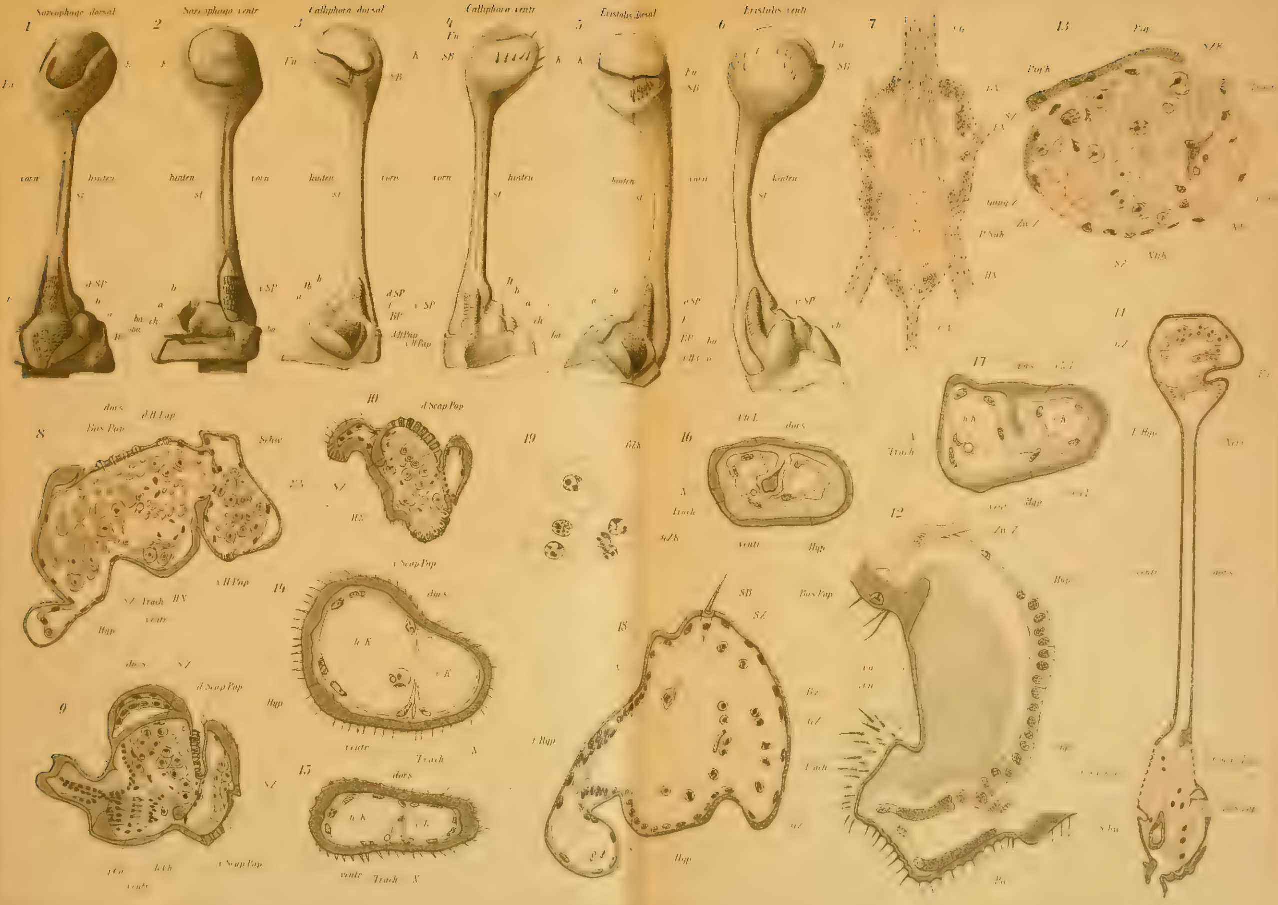
Anmerkung: Der mesothoracale Muskel *IIbm2* [vgl. bei *bm5*. Bd. CI, S. 457] fehlt im ersten Stadium als besonderer Muskel; seine imaginale Ursprungsstelle an der Gabelapophyse *pa* ist in vorliegendem Schema angedeutet.

Im Texte bezieht sich die einfache Bezeichnung »Fig.« auf die Tafelfiguren, während die Textfiguren als solche bezeichnet sind.

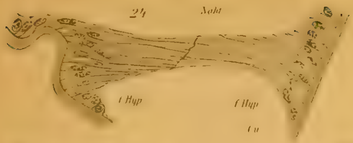
Anmerkungen und Nachträge befinden sich am Schluß der Abhandlung im CI. Bande.

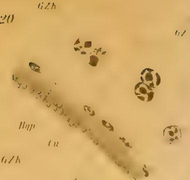
◆

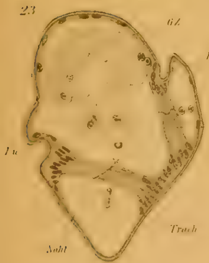
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

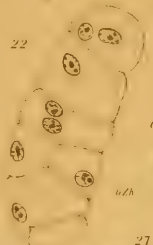

Sarcophaga dorsal
1
Sarcophaga ventr.
2
Calliphora dorsal
3
Calliphora ventr.
4
Eristalis dorsal
5
Eristalis ventr.
6
7
13
Fu
SB
K
vorn
hinten
st
d SP
v SP
a
b
ch
ba
BP
d H Pap
v H Pap
G N
Gang Z
Zw Z
P Sub
HN
Pap h
SZR
Nsh
SZ
11
GZ
17
K
Hyp
f Hyp
Nerv
dors
ventr
d H Pap
Bas Pap
8
Schw
10
d Scap Pap
v Scap Pap
19
GZK
16
Ch L
N
Trach
12
Zw Z
14
h K
v K
9
15
18
Ez
Pa
v H Pap
SZ
Trach
HN

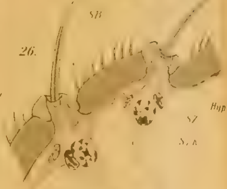
Taf. II.

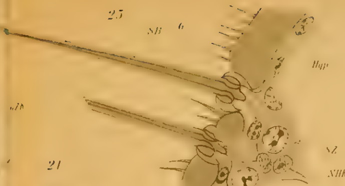
24

Naht
t Hyp
f Hyp
Cu

20

GZk
GZ
Hyp
Cu

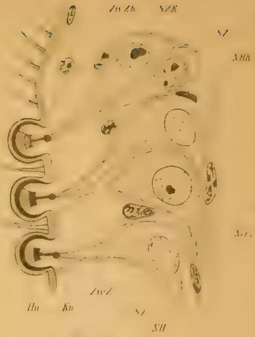
23

GZ
Fu
t Hyp
Fu
Trach
Naht

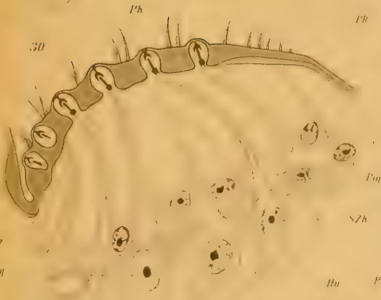
22


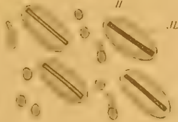
26.

SB
G
Hyp
SZ
SZk
NHk

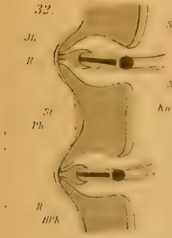
25

SB
G
Hyp
SZ
NHk

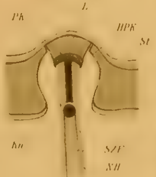
21

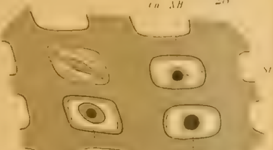
38

ZwZk
SZK
SZ
NHK
Pk
L
Nv
Pk
Hu
Ku
ZwZ
SZ

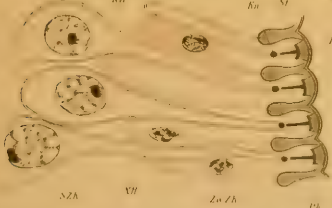
30

Pk
ZwZk
Pig
SZk
SZk

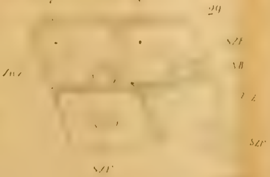
27


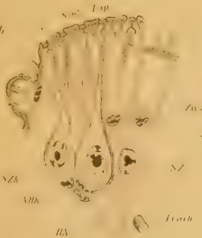
32.

JL
R
St
Pk
R
HPk
SZF
NH
Ku

33

Pk
L
HPK
St
Ku
SZF
NH

28

Cu
NH
HPk
Ku
St

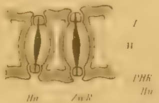
31

SZk
SZ
NH
ZwZ
Ku
St
L
SZk
NH
ZwZk
Pk

29

SZF
NH
ZwZ
SZF
SZF

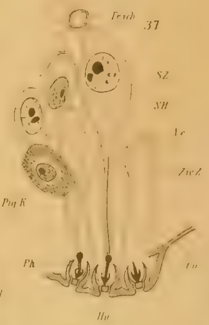
36

Tap
a Tap
ZwZ
ZwK
SZ
SZk
NHk
HS
Trach

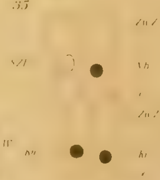
34a

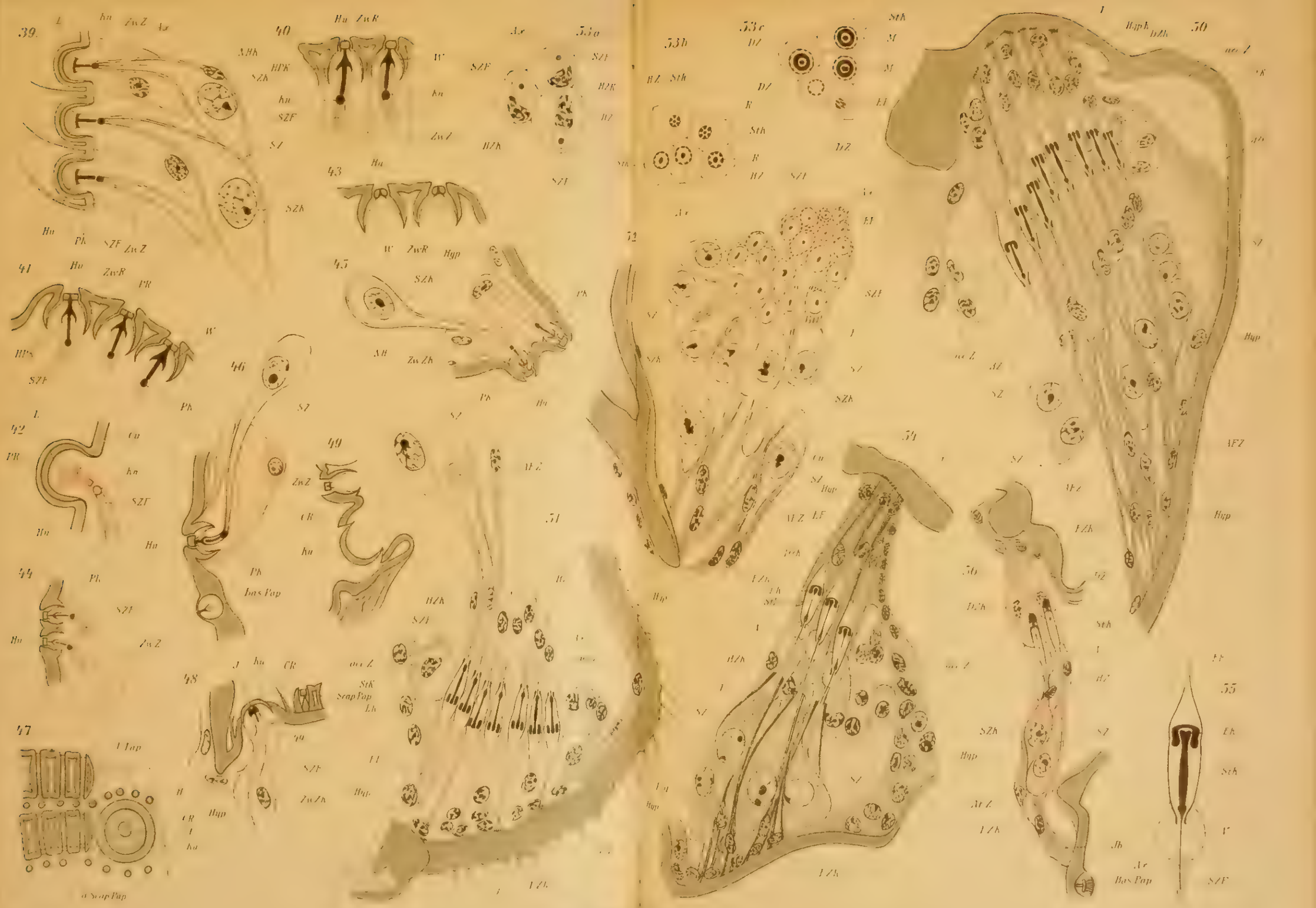
34b

34c

I
H
PHK
Hu
ZwR
Hu

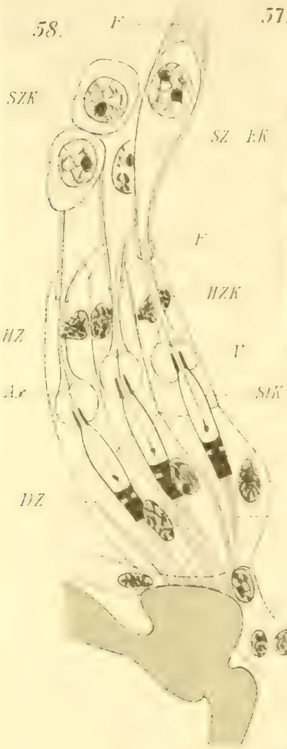
34d

37

Trach
SZ
NH
Nv
ZwZ
PigK
Pk
Cu
Hu

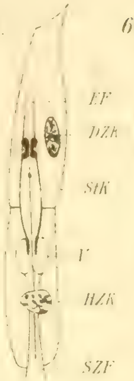
35

ZwZ
SZF
Nk
ZwZ
Ku
Ku


39.
40.
41.
42.
43.
44.
45.
46.
47.
48.
49.
50.
51.
52.
53 a
53 b
53 c
54.
55.
56.
Hu
ZwZ
ZwR
SZF
SZk
SZ
Pk
HPk
Cu
W
Hyp
CR
bas Pap
Scap Pap
1 Pap
BZk
DZ
Sth
M
Ek
AFZ
FZk
StK
Bas Pap

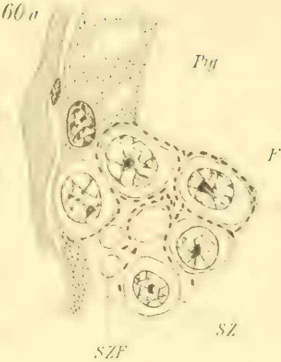
58.


F
SZK
SZ
EK
F
HZK
HZ
V
Ax
StK
EK
DZK
DZ
EF
Hyp

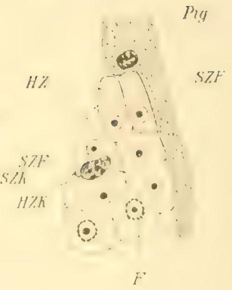
57.


EF
DZK
StK
V
HZK
SZF

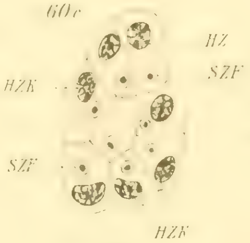
60 a



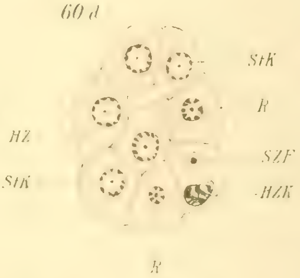
60 b.


Pig
HZ
SZF
SZF
SZK
HZK
F

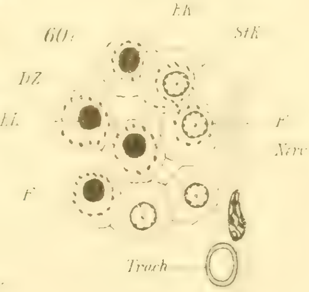
60 c


HZ
SZF
HZK
SZF
HZK

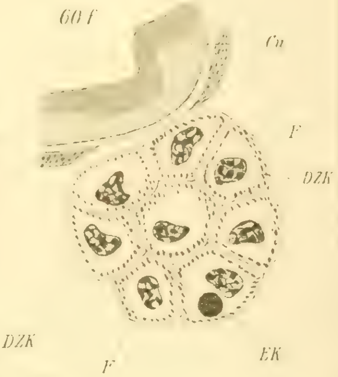
60 d


StK
R
HZ
SZF
StK
HZK
R

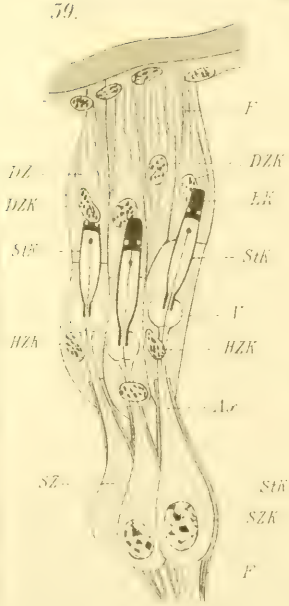
60 e


EK
StK
DZ
EK
F
Nrv
F
Trach

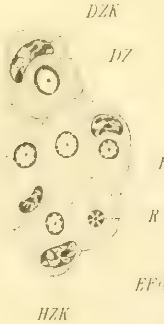
60 f



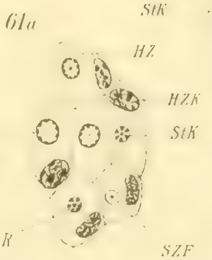
59.


F
DZ
DZK
DZK
EK
StK
StK
V
HZK
HZK
Ax
SZ
SZK
F

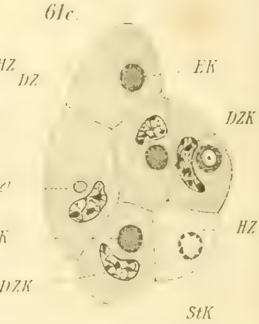
61 b


DZK
DZ
StK
HZ
R
HZK

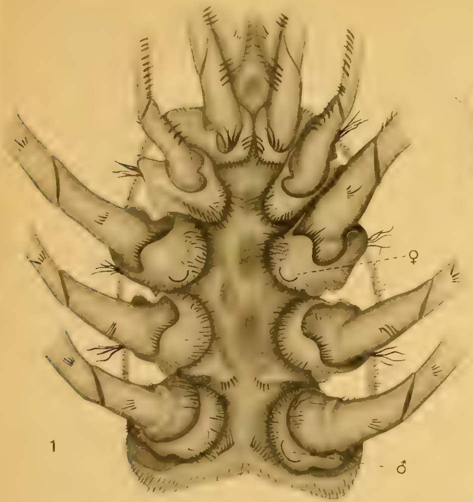
61 a


HZ
HZK
StK
StK
R
SZF

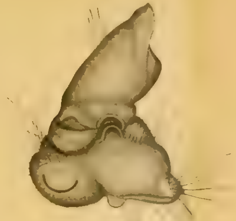
61 c.


EK
DZ
DZK
EF(?)
HZ
EK
DZK
StK

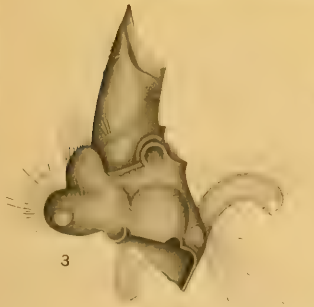
[illegible] Wilhelm Engelmann [illegible]



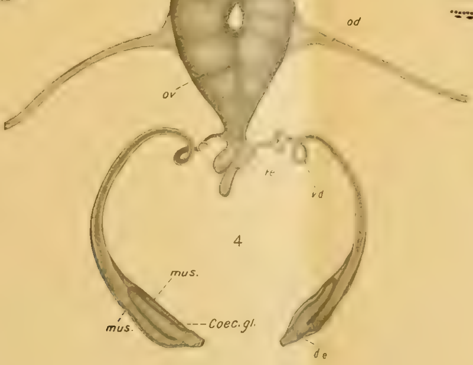
1



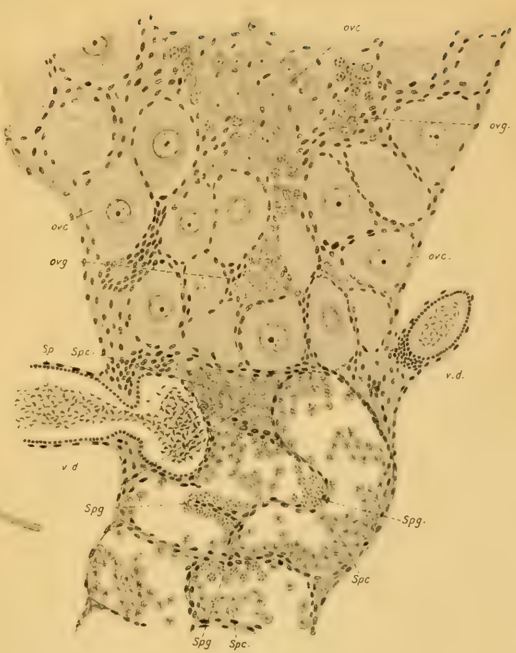
2



3


ov
od
ov
rc
vd
mus.
mus.
Coec. gl.
de

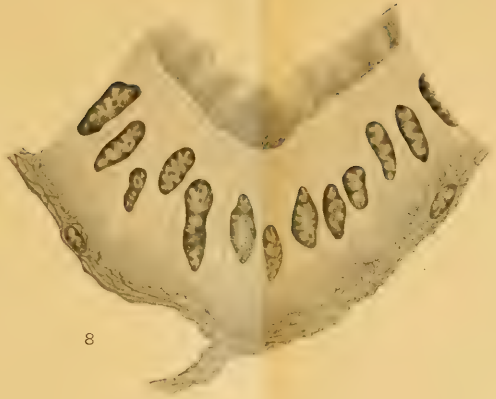
4


ovc
ovg.
ovc
ovg
ovc.
Sp
Spc.
v.d.
v d
Spg
Spg.
Spc
Spg
Spc.

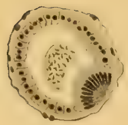
5

Th. Spitschakoff del.

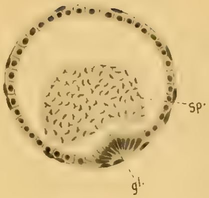
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



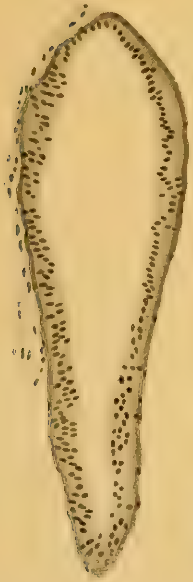
8



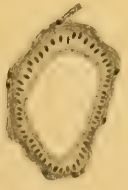
9



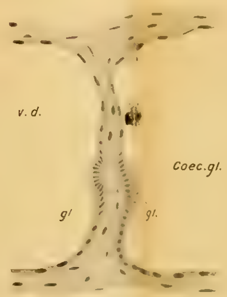
10



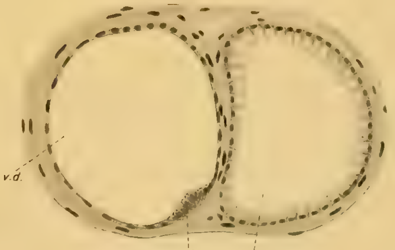
6



7


v. d.
Coec. gl.
gl
gl.

11

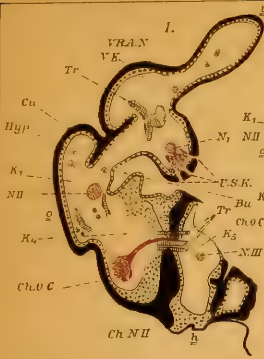

v. d.
gl.
Coec. gl.

12

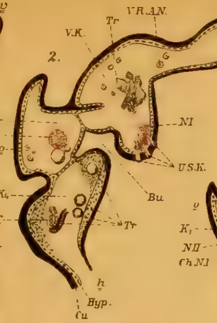
Th. Spitschakoff del.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

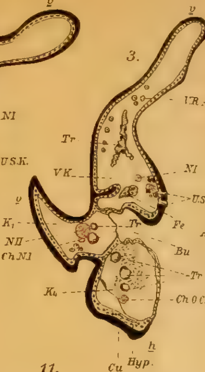
1.


v
V.R.A.N.
V.K.
Tr
Cu
Hyp
K₁
N II
o
K₄
N₁
U.S.K.
Bu
Tr
K₅
N.III
Ch.O.C.
Ch.N II
h

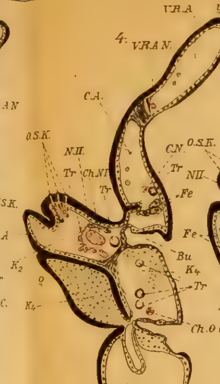
2.


V.K.
Tr
V.R.A.N.
v
K₁
N II
o
N I
U.S.K.
K₄
Ch.O.C.
Bu
Tr
h
Hyp.
Cu

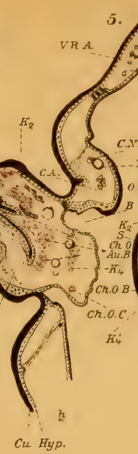
3.


v
V.R.A.N.
Tr
V.K.
N I
U.S.K.
v
K₁
N II
Ch.N I
Tr
Fe
Bu
Tr
K₄
Ch.O.C.
Cu
Hyp.
h

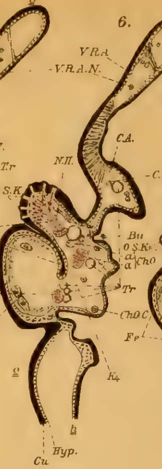
4.


V.R.A.
v
V.R.A.N.
C.A.
O.S.K.
N II.
Tr
Ch.N I
Tr
Tr
Fe
A
K₂
o
K₄
Bu
K₄
Tr
Ch.O.C.

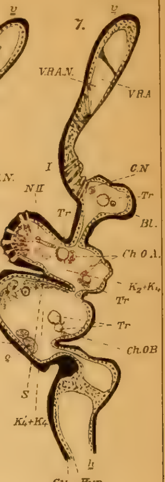
5.


v
V.R.A.
K₂
C.N.
O.S.K.
N II
C.A.
Tr
B
Fe
Au.B
K₄
Ch.O.B
Ch.O.C.
K₄
Cu
Hyp.
h

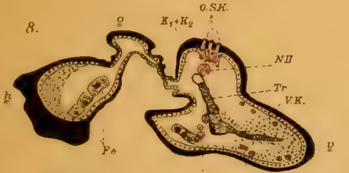
6.


v
V.R.A.
V.R.A.N.
C.A.
N II.
C.N.
O.S.K.
K₂
S
Ch.O
Bu
O.S.K.
a
Ch.O
Tr
Ch.O.C.
o
K₄
Fe
Cu
Hyp.
h

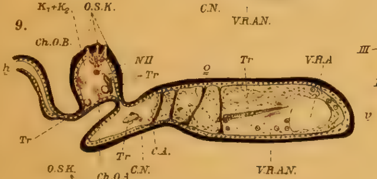
7.


v
V.R.A.N.
V.R.A.
I
C.N.
N II
Tr
Tr
Bl.
Ch.O.A.
K₂+K₄
Tr
Tr
Ch.O.B
S
K₄+K₄
Cu
Hyp.
h

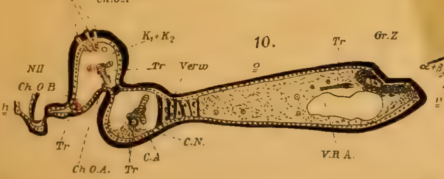
8.


o
K₁+K₂
O.S.K.
N II
Tr
V.K.
h
Fe
C.N.
V.R.A.N.
v

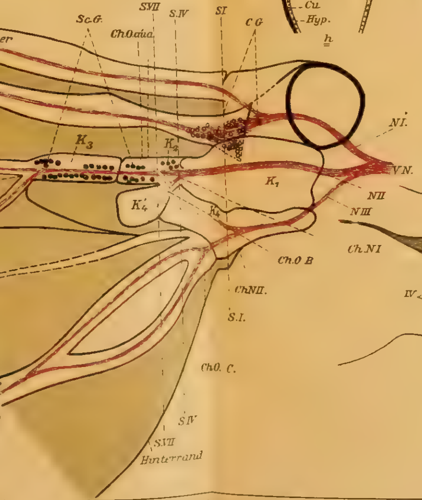
9.


K₁+K₂
O.S.K.
Ch.O.B.
N II
Tr
o
Tr
V.R.A.
h
v
Tr
Tr
C.A.
Ch.O.A.
C.N.
V.R.A.N.

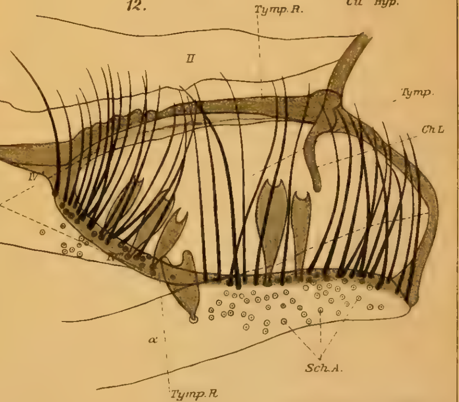
10.


O.S.K.
K₁+K₂
Tr
Gr.Z
N II
Tr
Verw
o
Ch.O.B
h
v
Tr
Ch.O.A.
Tr
C.A
C.N.
V.R.A.

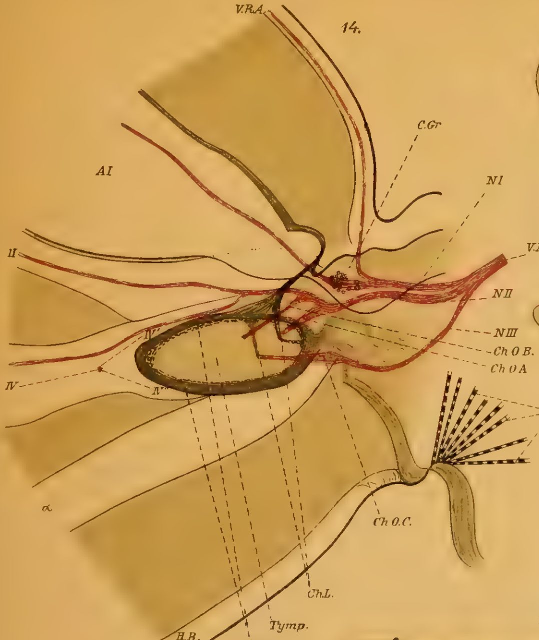
11.


Vorderrand-Ader
Sc.G.
Ch.O.aüa.
S.VII
S.IV
S.I
C.G
I
K₃
K₄
N I.
V.N.
II
III
IV
V
K₁
N II
N III
K₄
K'₄
Ch.N I
Ch.O.B
Ch.N II.
S.I.
Ch.O.C.
α+β
S.IV
S.VII
Hinterrand

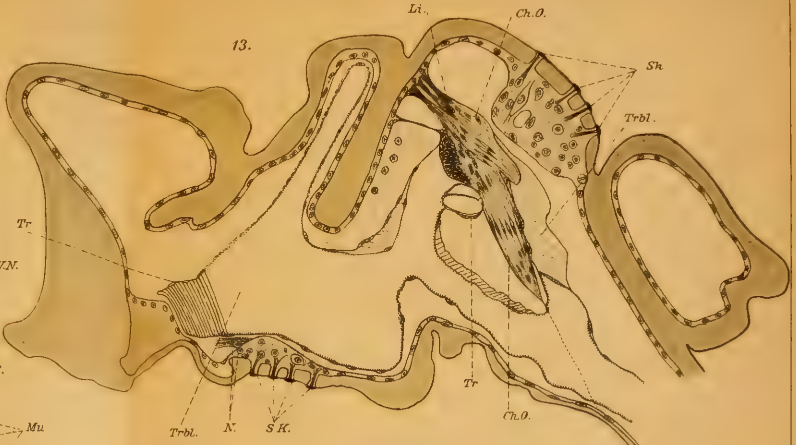
12.


Tymp.R.
II
Tymp.
Ch.L
IV
IV
α
Sch.A.
Tymp.R

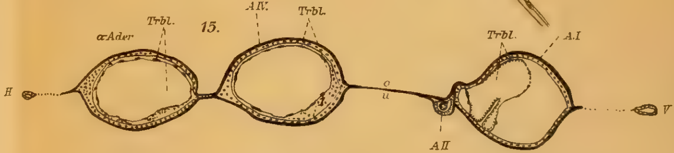
14.


V.R.A.
C.Gr
AI
NI
II
V.N.
NII
NIII
Ch O B.
Ch O A
IV
IV'
IV''
Mu
α
Ch O.C.
Ch.L.
H.R.
Tymp.
Tymp.R

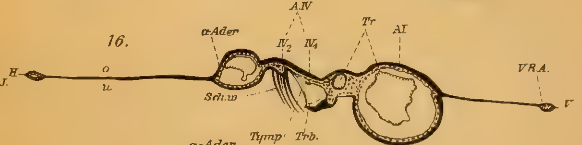
13.


Li.
Ch.O.
Sh
Trbl.
Tr
Tr
Ch.O.
Trbl.
N.
S K.

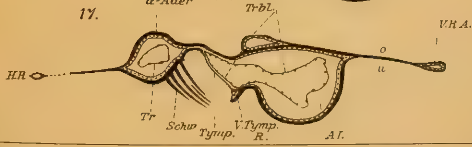
15.


α Ader
Trbl.
A IV.
Trbl.
Trbl.
A.I
H
o
u
V
A II

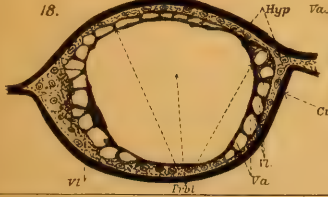
16.


α Ader
A.IV
IV2
IV1
Tr
AI
V.R.A.
H
o
u
V
Schw
Tymp'
Trb.

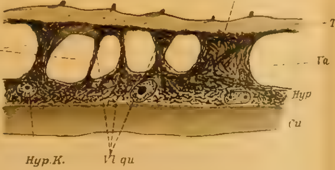
17.


α-Ader
Trbl.
V.R.A.
H.R
o
u
Tr
Schw
Tymp.
V.Tymp.
R.
A I.

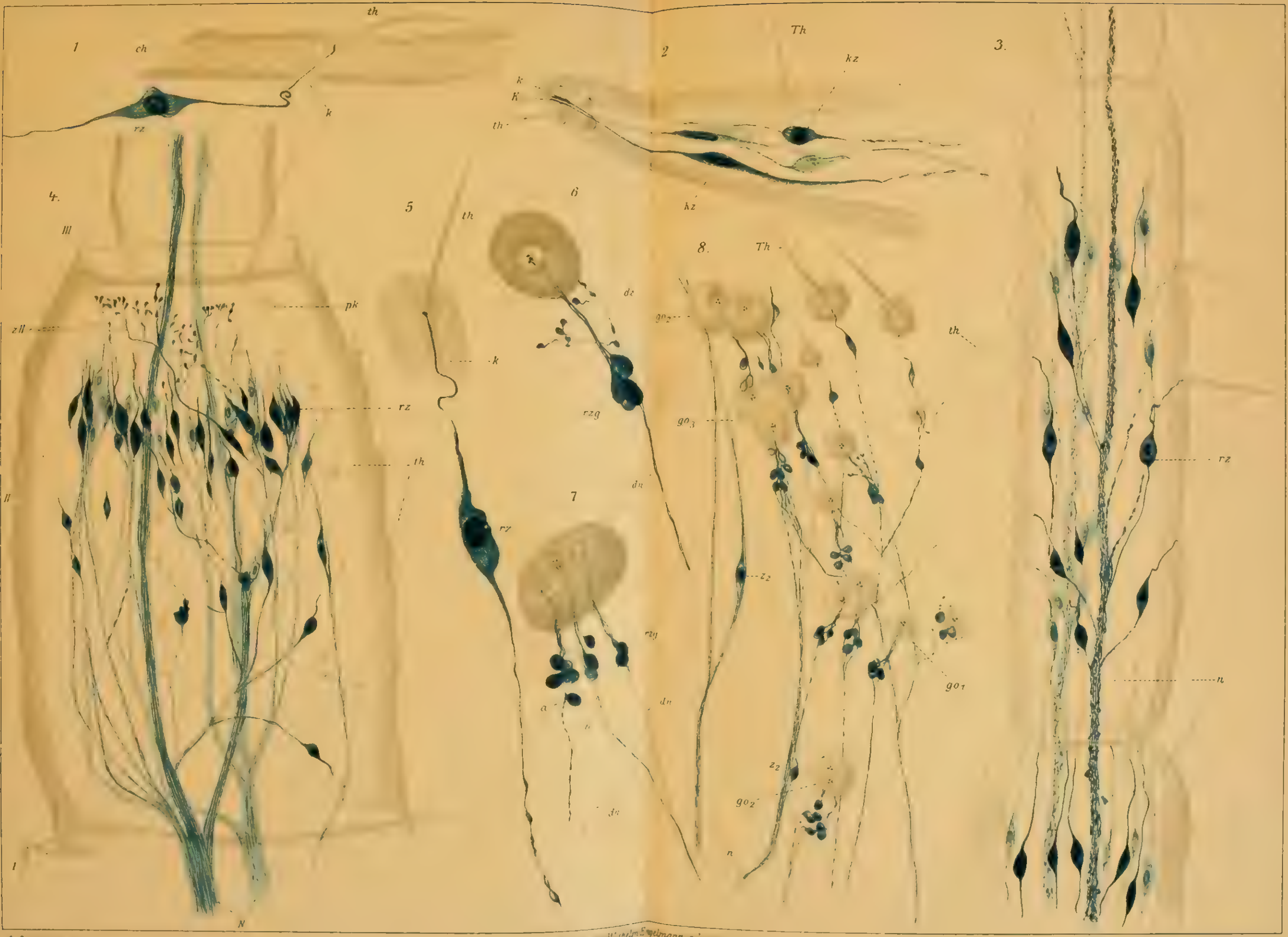
18.


Hyp
Cu
Vl
Trbl
Va
Vl

19.


Vl.l
Trbl J.
Va
Va
Hyp
Cu
Hyp.K.
Vl qu

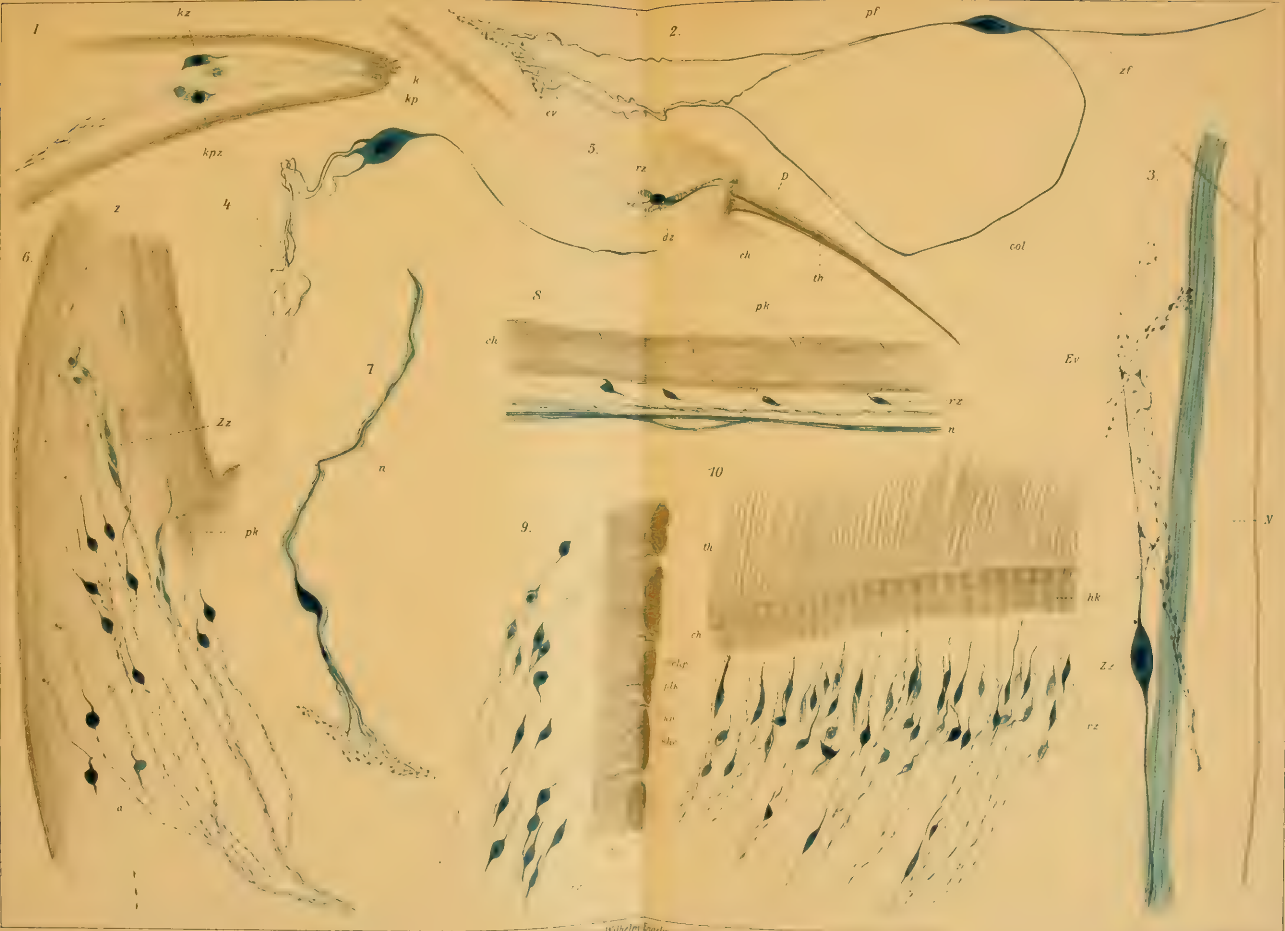
Verlag v. Wilhelm Engelmann i. Leipzig
Lith. Anst. v. [illegible] Leipzig

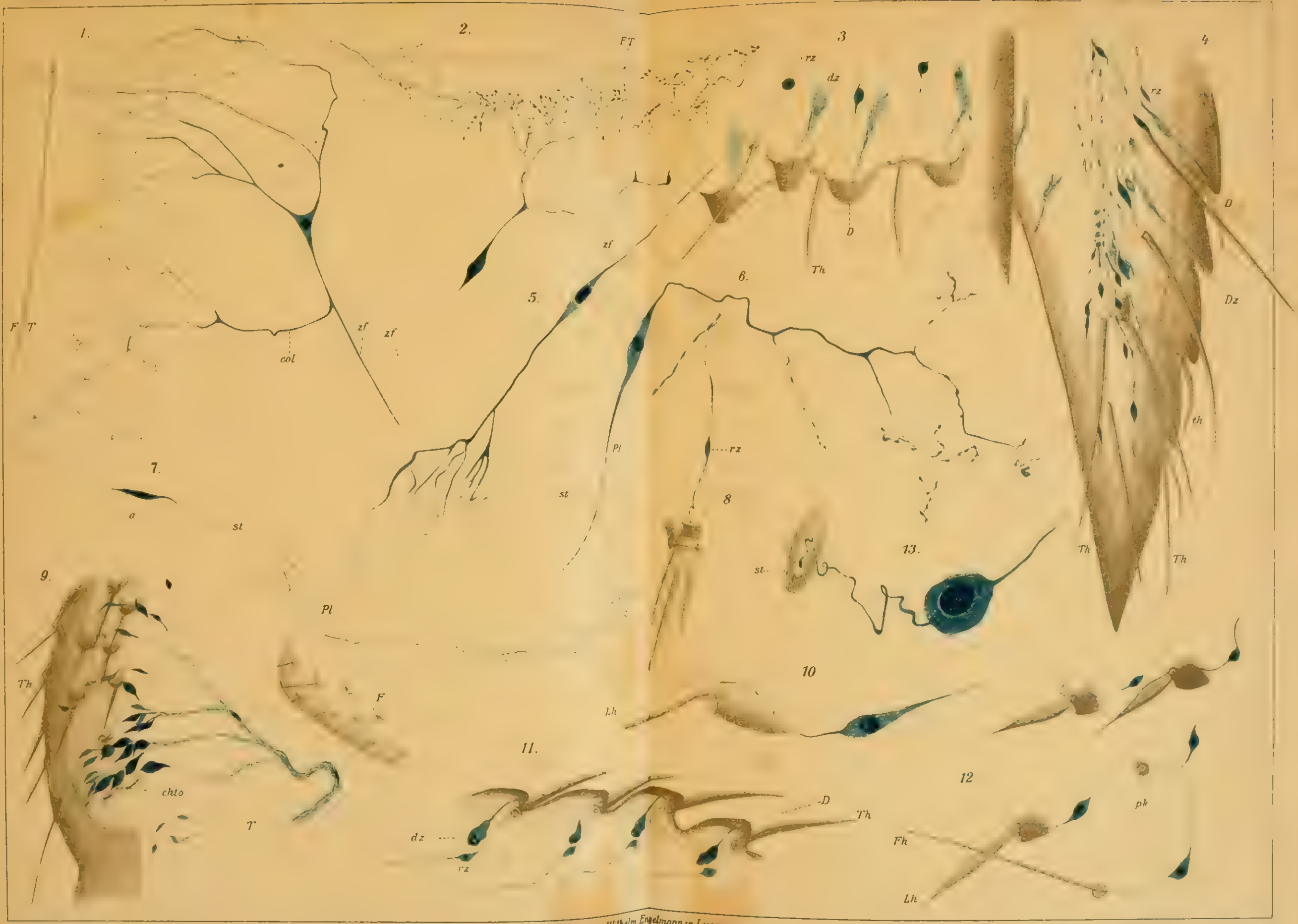

1
ch
th
k
rz
2
Th
kz
k
K
th
kz
3.
4.
III
zII
pk
rz
th
II
I
N
5
th
k
rz
6
dz
rzg
dn
7
rzg
a
dn
8.
Th
go2
go3
th
z2
z2
go2
n
go1
rz
n

A. Zawarzin gez.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

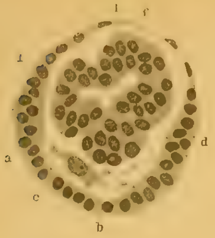
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena


1
kz
k
kp
kpz
2.
pf
zf
cv
5.
rz
D
dz
ch
th
col
4
z
6.
Zz
pk
a
7
n
8
ch
pk
rz
n
3.
Ev
N
Zz
rz
10
th
hk
ch
9.
chp
plk
hr
hkc

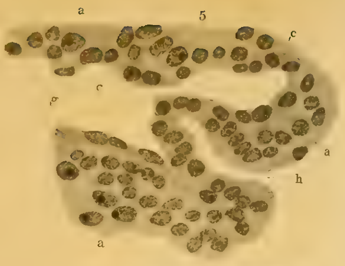

1.
2.
FT
3
rz
dz
4
rz
D
Dz
th
F T
col
zf
zf
zf
5.
D
Th
6.
Pl
rz
7.
a
st
st
8
13.
st
Th
Th
9.
Pl
Th
F
chto
T
10
Lh
11.
dz
rz
D
Th
12
pk
Fh
Lh

A. Zawarzin gez.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

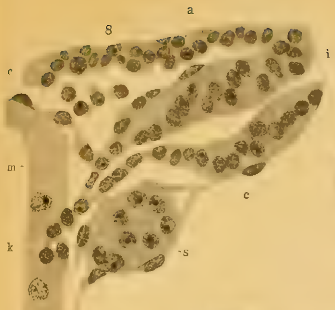
Tafel XII.



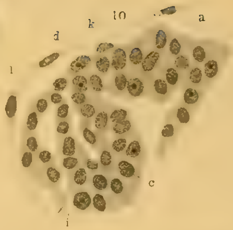
5



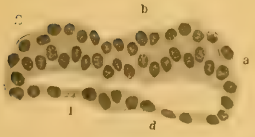
8



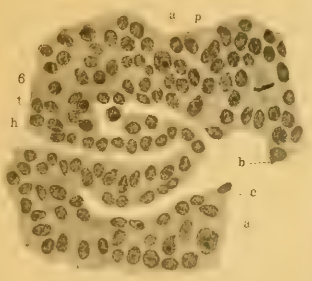
10



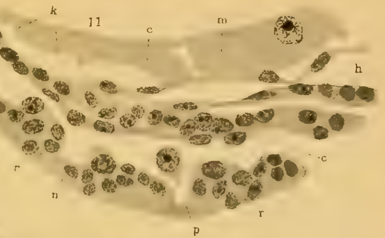
2



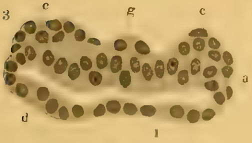
6



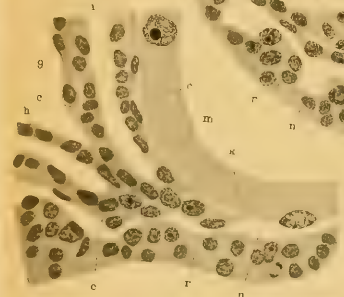
11



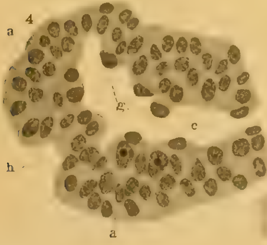
3



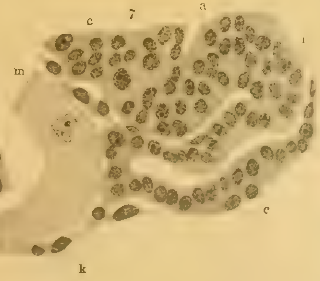
9



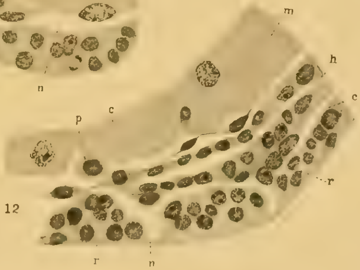
4



7

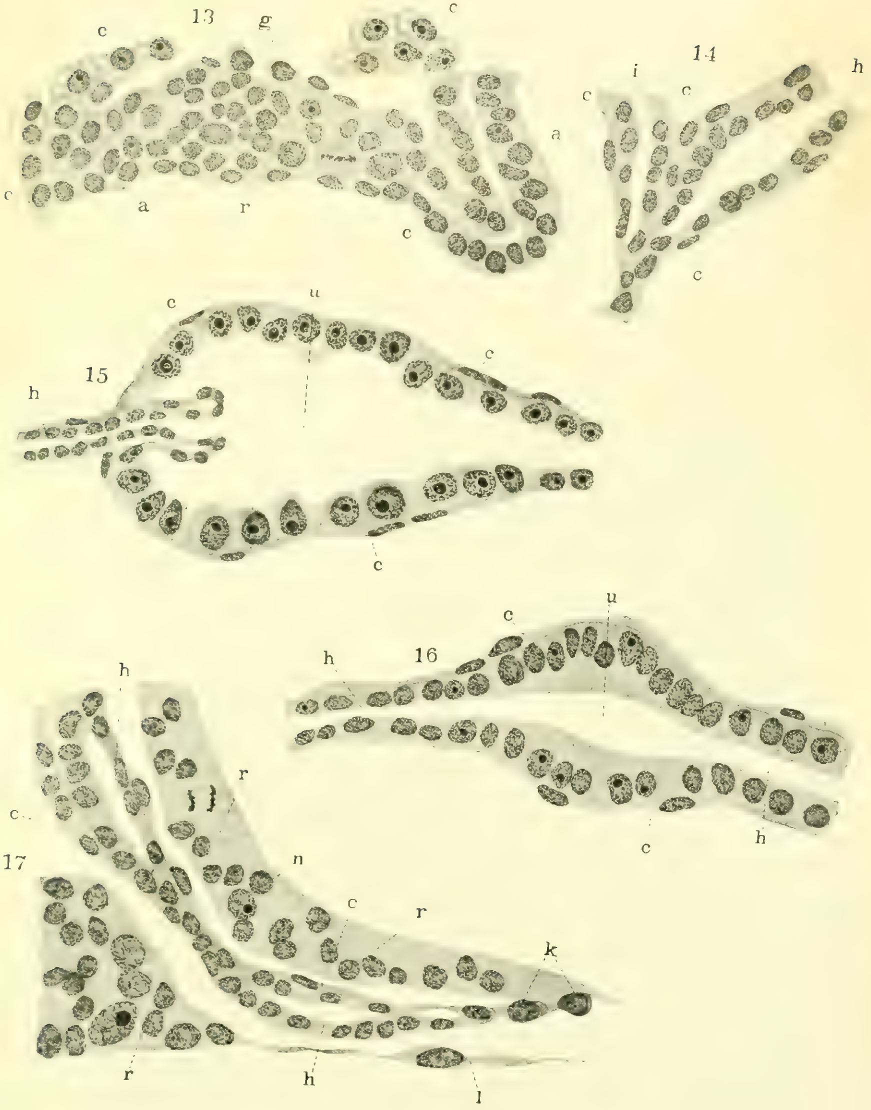


12

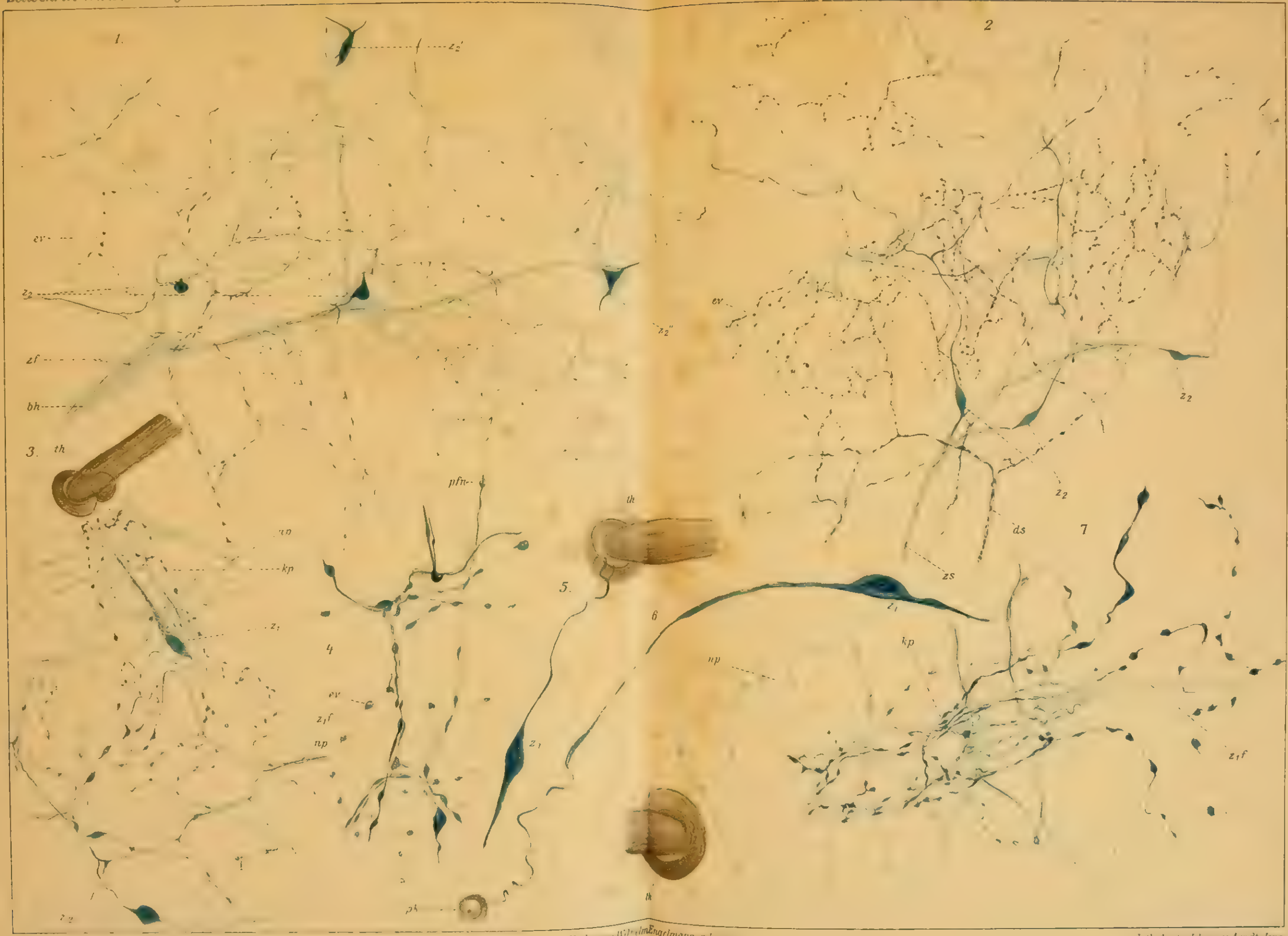


Ad nat. del. J. Hirschler.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.


13
c
g
c
c
a
r
c
a
14
i
c
c
h
c
15
c
u
h
c
c
16
h
c
u
c
h
17
h
r
c
n
c
r
k
r
h
l

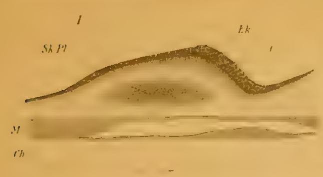
Ad nat. del. J. Hirschler. *Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.*


1.
z_2'
ev
z_2
zf
bh
z_2''
2
ev
z_2
z_2
ds
zs
7
3.
th
np
kp
z_1
4
pfn
ev
z_1f
np
ph
5.
th
6
z_1
z_1
kp
np
th
z_1f
z_2

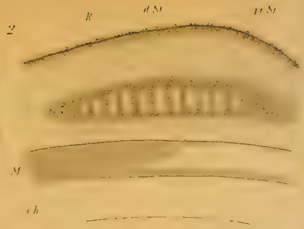
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

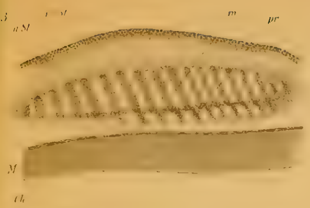
1


SkPl
Ek
t
M
Ch

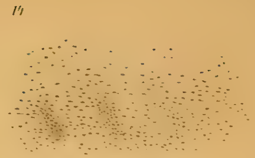
2


R
dSt
prSt
M
ch

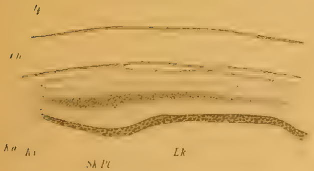
3



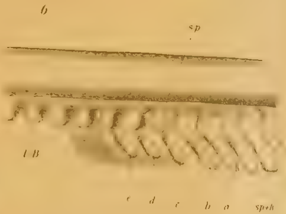
14



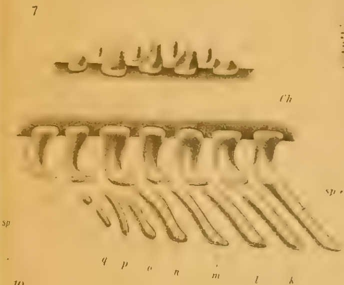
4


Ch
ka
ki
SkPl
Ek

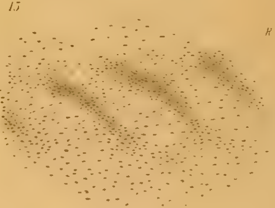
6


sp
IB
e
d
c
b
a
sp-k

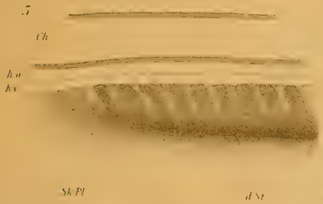
7


Ch
sp-R
sp
q
p
o
n
m
l
k

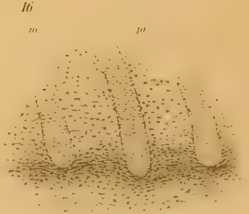
15



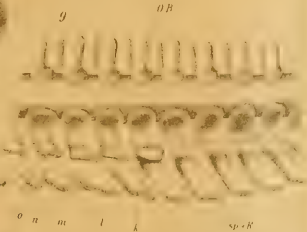
5


Ch
ka
ki
SkPl
dSt

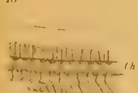
16



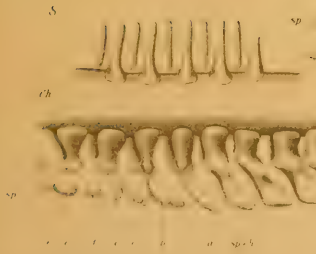
9


OB
sp
o
n
m
l
k
sp-R

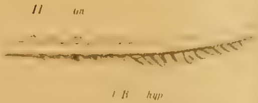
10



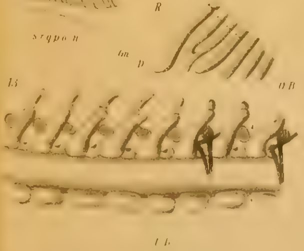
8


sp
Ch
sp
a
sp-k

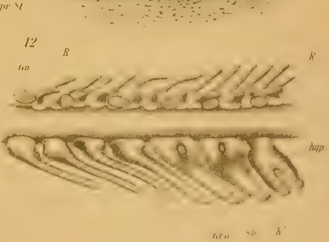
11



13

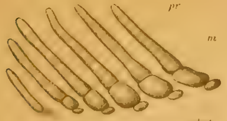


12

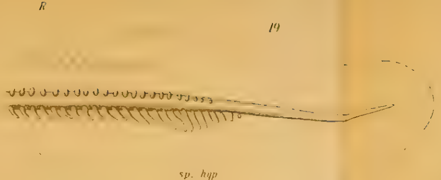

prSt
R
on
R
hyp
sp
k'

Engelmann

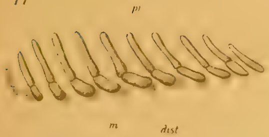
18



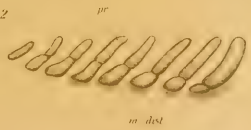
19



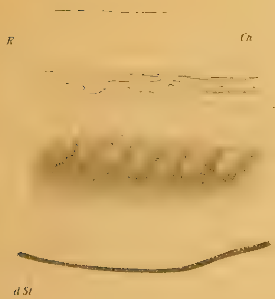
17



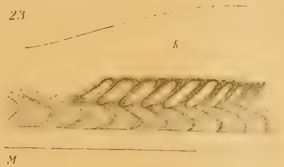
22



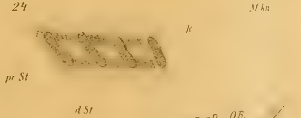
20



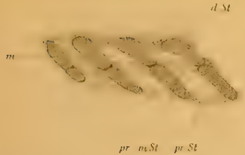
23



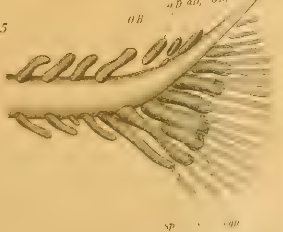
24


M kn
K
pr St
d St

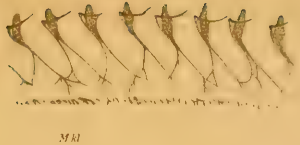
21


d St
m
pr
m St
pr St

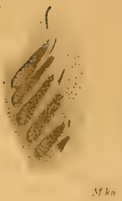
25


a D
a D
O B
O B
sp
hyp

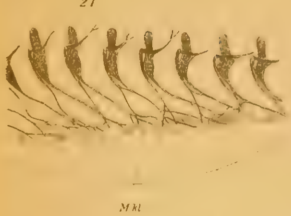
26



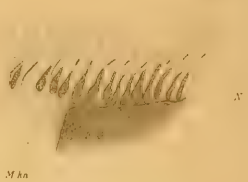
31



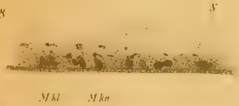
27



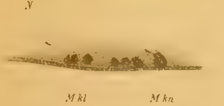
30



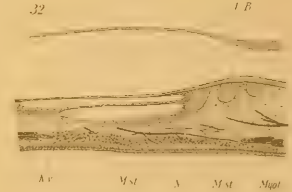
28



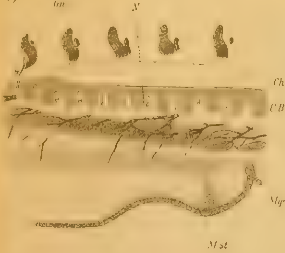
29



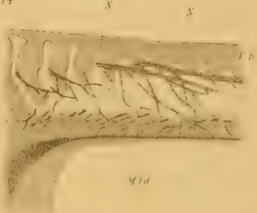
32


I B
M st
N
M st
Myot

33

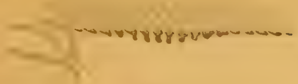

N
Ch
U B
Myot
M st

34

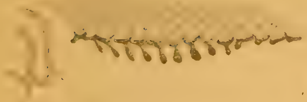


Wilhelm Engelmann Leipzig

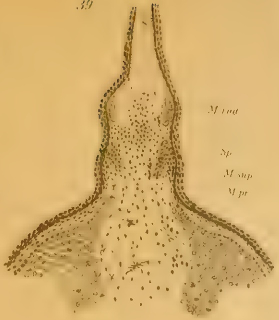
35



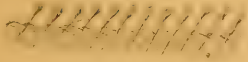
36



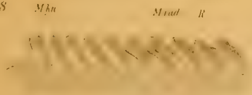
39


M rad
Sp
M sup
M pr

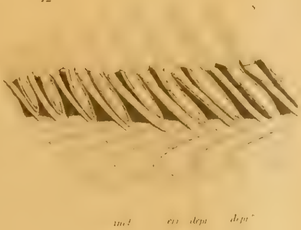
37



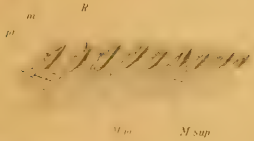
38



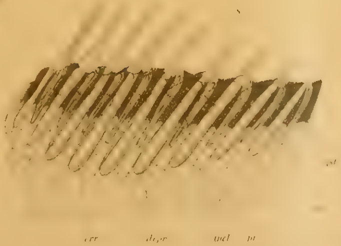
42


incl
err
depr
depr'

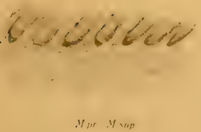
40


m
R
pr
M pr
M sup

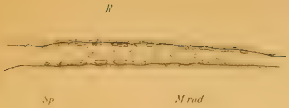
43


st
err
depr
incl
pr

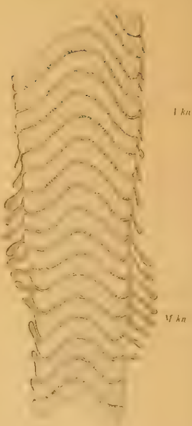
41



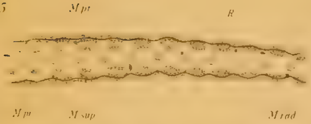
44



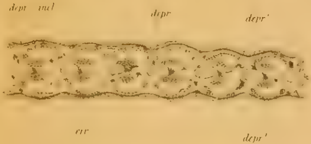
48



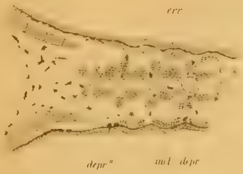
45


M pr
R
M pr
M sup
M rad

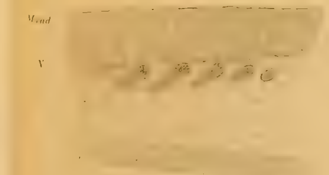
46


depr
incl
depr
depr'
err
depr'

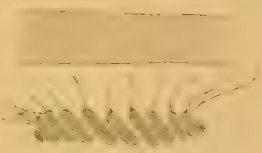
47


err
depr"
incl
depr

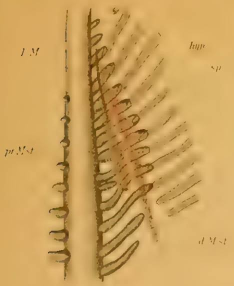
49



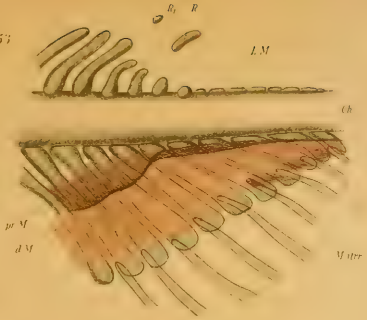
50



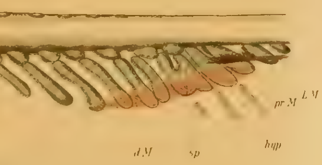
51


lM
prMst
hyp
sp
dMst

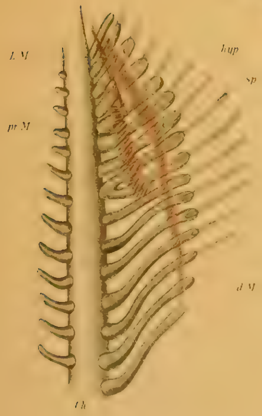
53


R₁
R
lM
Ch
prM
dM
Mtrr

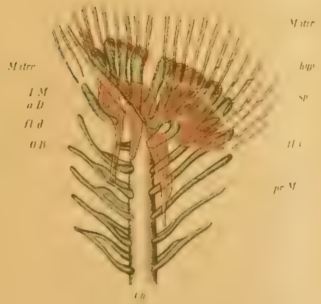
54


prM
lM
dM
sp
hyp

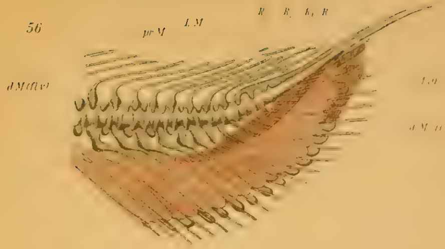
52


lM
prM
hyp
sp
dM
Ch

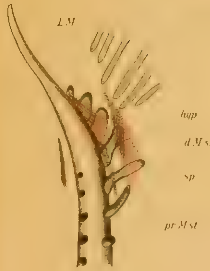
55


Mtrr
Mtrr
lM
aD
fld
OB
hyp
sp
fls
prM
Ch

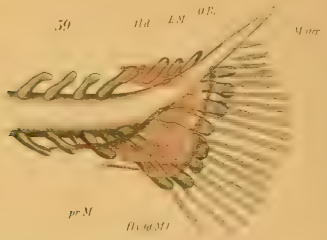
56


R
R₂
R₁
R
prM
lM
dM(fls)
dM fls

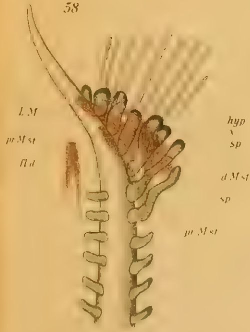
57


lM
hyp
dMst
sp
prMst

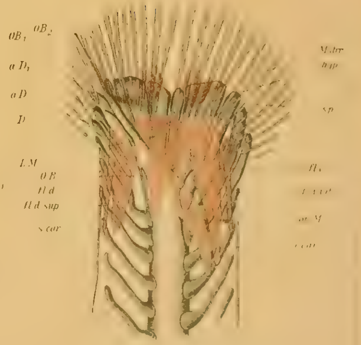
59


fld
lM
OB
Mtrr
prM
fls (dM)

58


lM
prMst
fld
hyp
sp
dMst (fls)
sp
prMst

60


OB₁
OB₂
aD₁
aD
D
lM
OB
fld
fld sup
s car
Mtrr
hyp
sp
fls
prM
car

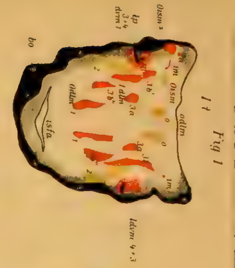


Fig. 1

I t
bo
odlm
isfa
ldvm 4+3

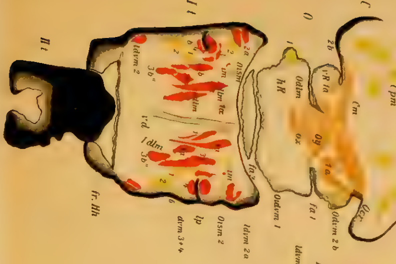


Fig. 2

II t
I t
O
Cpm
Cm
Og
Ox
fr. Hh

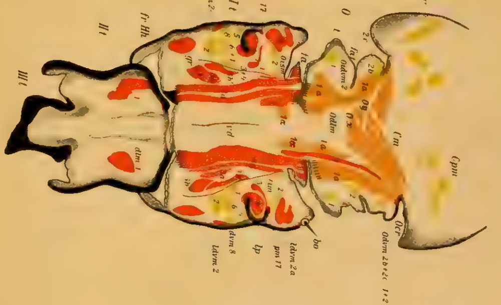


Fig. 3.

III t
II t
I t
fr. Hh
Cpm
Cm
Og
Ocr
bo
lp

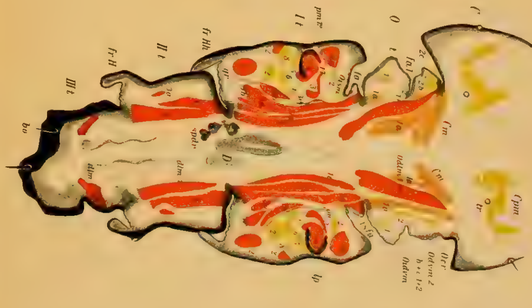


Fig. 4

III t
II t
I t
fr. H
fr. Hh
Cpm
Cm
tr
bo
lp

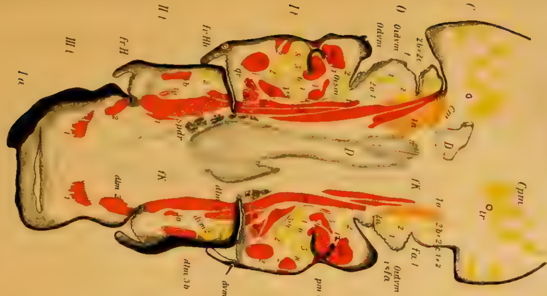


Fig. 5

III t
II t
I t
I a
fr. H
fr. Hh
Cpm
Cm
D
lr

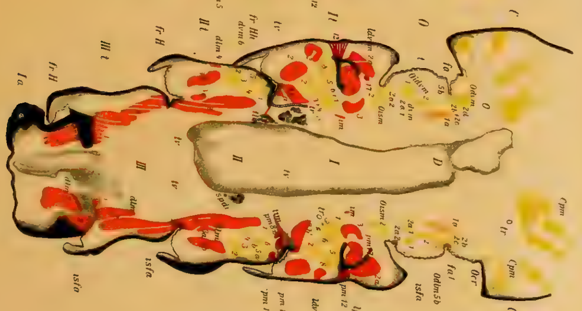


Fig. 6

III t
II t
I t
I a
fr. H
fr. Hh
Cpm
Ocr
D
isfa

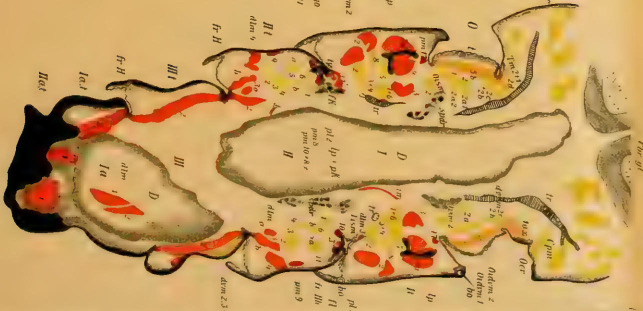


Fig. 7

II at
III t
II t
I a.t
fr. H
D
Chr. gl
Cpm
Ocr
bo
lp

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Fig. 8.

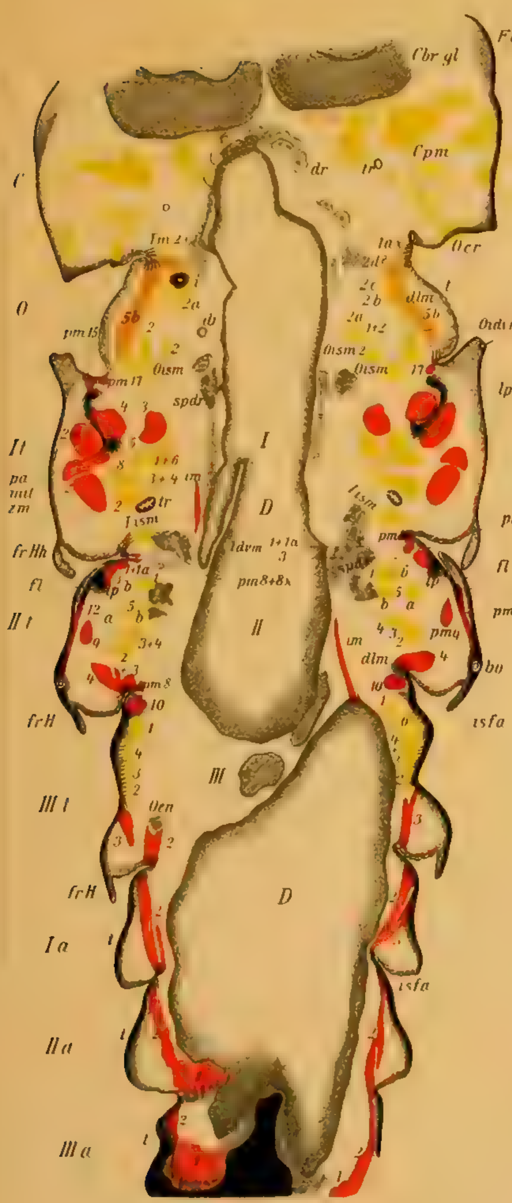

Cbr gl
Fa
C
Cpm
dr
tr
Ocr
O
Tm 2+6
5b
2a
2d
2b
1+2
Oism 2
Oism
dlm
Odvm
pm 15
pm 17
spdr
lp
I
II
D
pa
mit
zm
3+4
tr
1 ism
ldvm
pm 8+8x
fr Hh
fl
II t
pm 8
10
frH
Oen
III t
III
frH
I a
D
isfa
bo
II a
III a

Fig. 9.

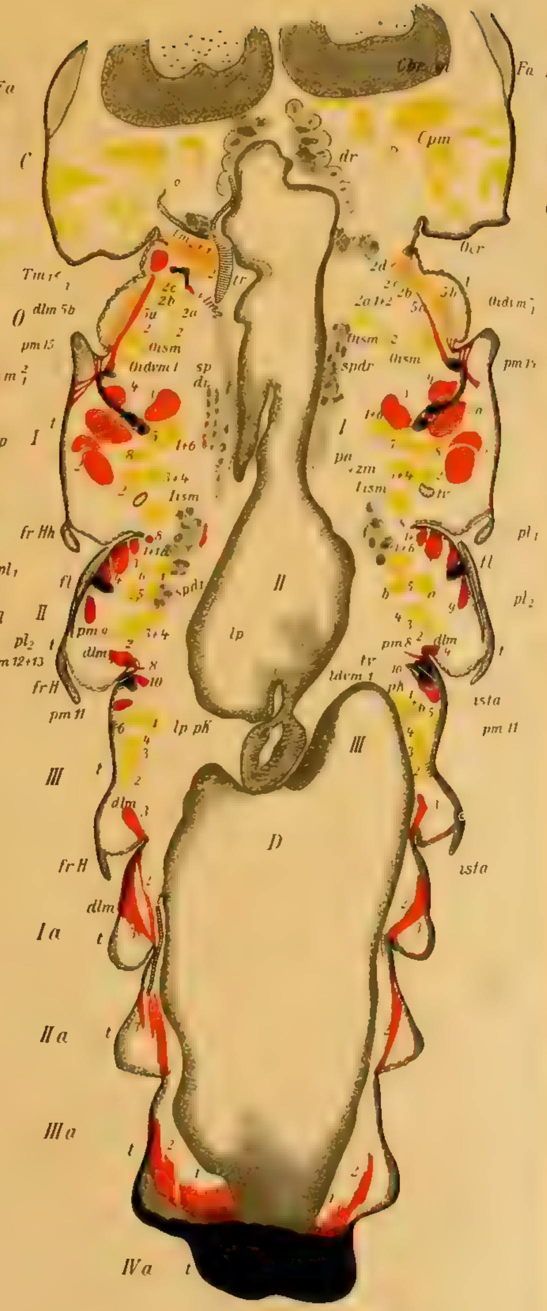

Cbr
Fa
C
Cpm
dr
Ocr
Tm 1+2
dlm 5b
pm 15
O
Odvm 1
Oism
spdr
I
lp
zm
pa
1 ism
tr
fr Hh
pl1
fl
II
pl2
pm 12+13
frH
pm 9
dlm
II
lp
ldvm 1
pm 8
pm 11
lp pk
III
isfa
frH
D
I a
II a
III a
IV a

Fig. 10.

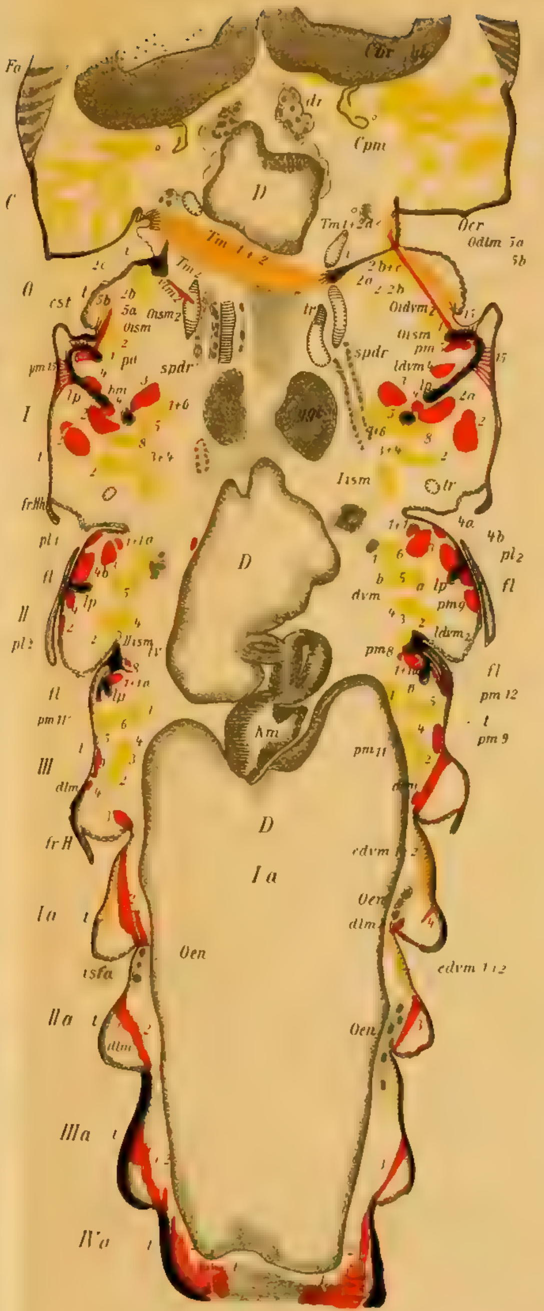
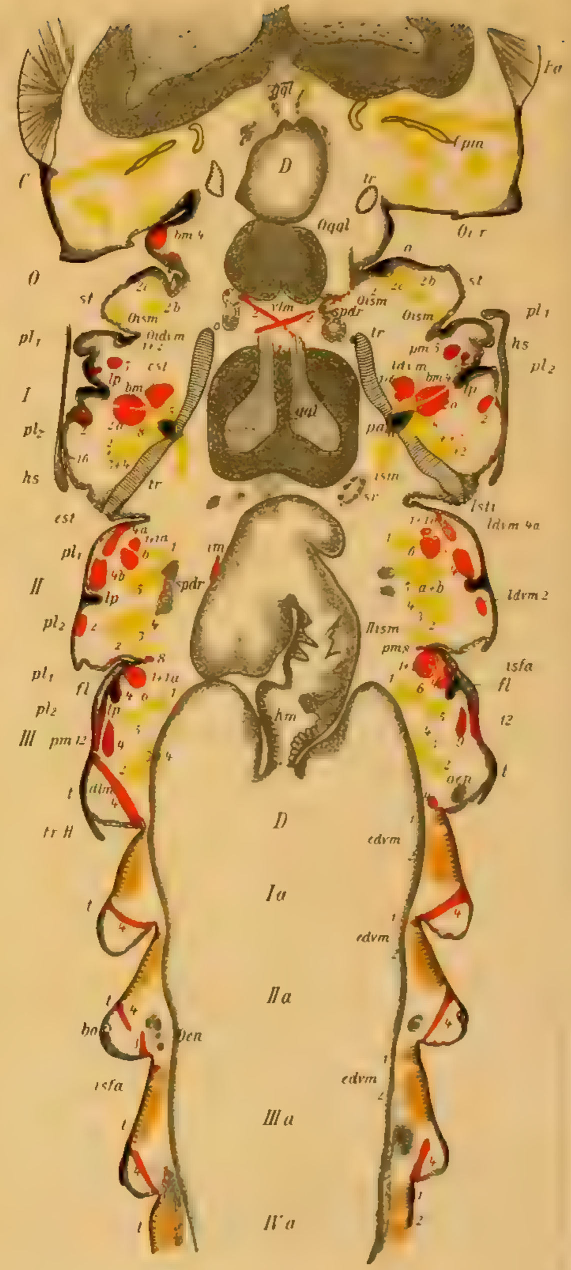

Cbr
Fa
C
Cpm
dr
D
Tm 1+2
Ocr
Odlm 5a
5b
O
est
Oism 2
Oism
Odvm 2
spdr
pm 15
I
qgl
1 ism
tr
fr Hh
pl1
pl2
fl
II
dvm
pm 9
ldvm 2
II ism
D
hm
pm 8
pm 12
pm 11
III
frH
D
I a
edvm 1+2
Oen
dlm
edvm 1+2
isfa
II a
III a
IV a

Fig. 11.


Fa
C
Cpm
D
Oqgl
Ocr
bm 4
tr
O
st
pl1
hs
pl2
Oism
Odvm
Oism
spdr
vlm
ldvm
lp
bm
qgl
pm 5
est
tr
ism
ldvm 4a
II
ldvm 2
II ism
pms
isfa
fl
pl1
pl2
III
pm 12
fr H
D
edvm
I a
II a
bo
Oen
isfa
III a
IV a

Wilhelm Engelmann

Fig. 12.

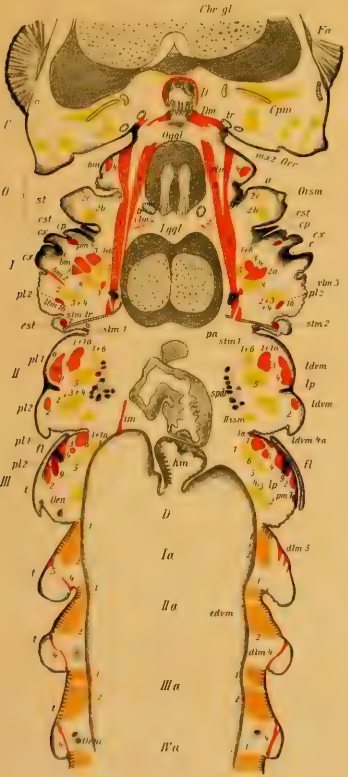

Chr gl
Fa
C
D
Dm
tr
Cpm
Oggl
mx 2
Ocr
bm
O
st
Olsm
cst
cp
cx
c
I
Iggl
bm
bm 2
pl 2
vlm 3
ltm 16
slm
tr
est
stm 1
stm 2
pa
II
pl 1
pl 2
ldvm
lp
spdr
IIsm
lm
III
fl
t
Oen
hm
ldvm 4a
pm 1
D
Ia
IIa
IIIa
IVa
dlm 5
edvm
dlm 4
Oen

Fig. 13

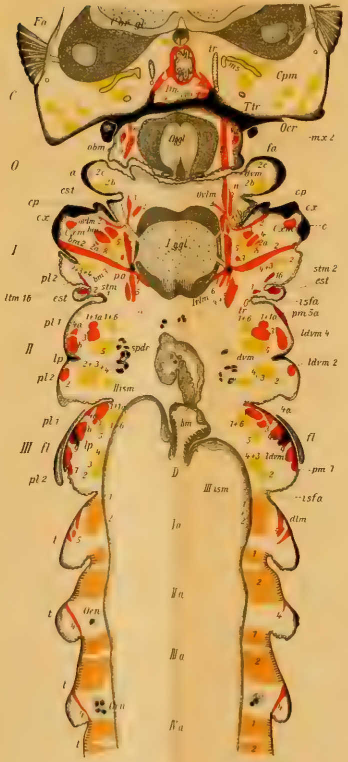
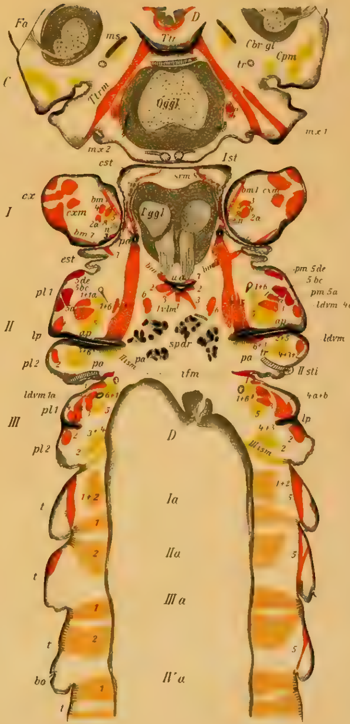

Fa
Chr gl
tr
ms
Cpm
C
Dm
Ttr
Oggl
Ocr
mx 2
obm
fa
O
a
2c
2b
cst
dvm
cp
cx
ovlm
I
Iggl
pl 2
stm 2
est
ltm 16
stm
pa
tr
lvlm
isfa
pm 5a
ldvm 4
II
pl 1
lp
spdr
dvm
ldvm 2
pl 2
IIsm
III
fl
bm
ldvm
pm 7
D
IIIsm
isfa
dlm
Ia
IIa
IIIa
IVa
t
Oen

Fig. 14.


Fa
ms
D
Ttr
Chr gl
tr
Cpm
C
Ttrm
Oggl
mx 1
mx 2
cst
Ist
srm
cx
cxm
I
Iggl
bm
bm 7
est
pm 5de
5bc
pm 5a
ldvm 4a+b
pl 1
lvlm
II
lp
ap
spdr
ldvm
pl 2
po
IIsm
pa
ifm
II sti
ldvm 1a
pl 1
III
pl 2
D
IIIsm
lp
t
Ia
IIa
IIIa
IVa
bo

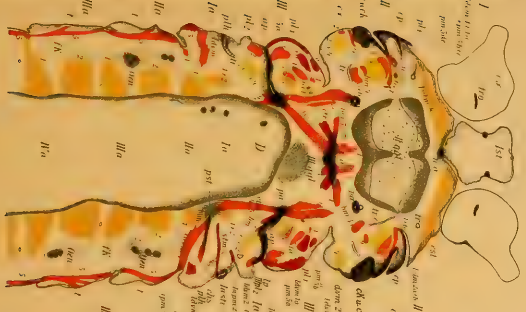


Fig. 17b

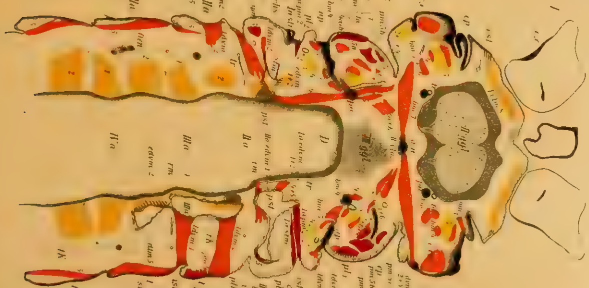


Fig. 18

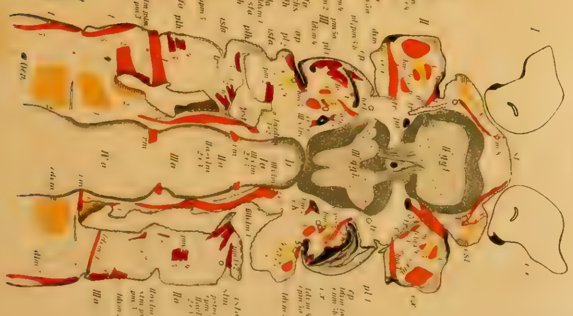


Fig. 19

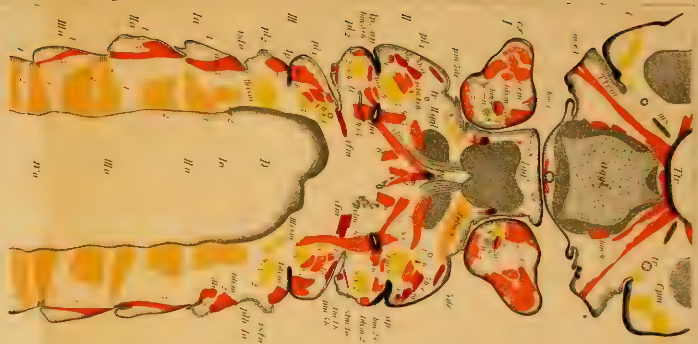


Fig. 15

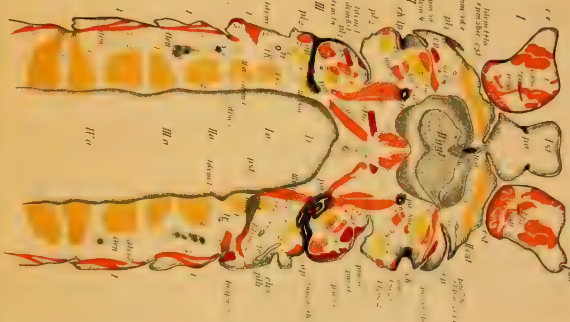


Fig. 16

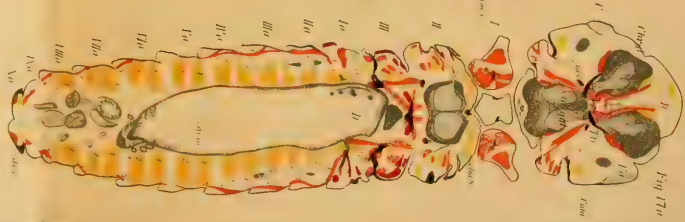


Fig. 17a

Wilhelm Engelmann

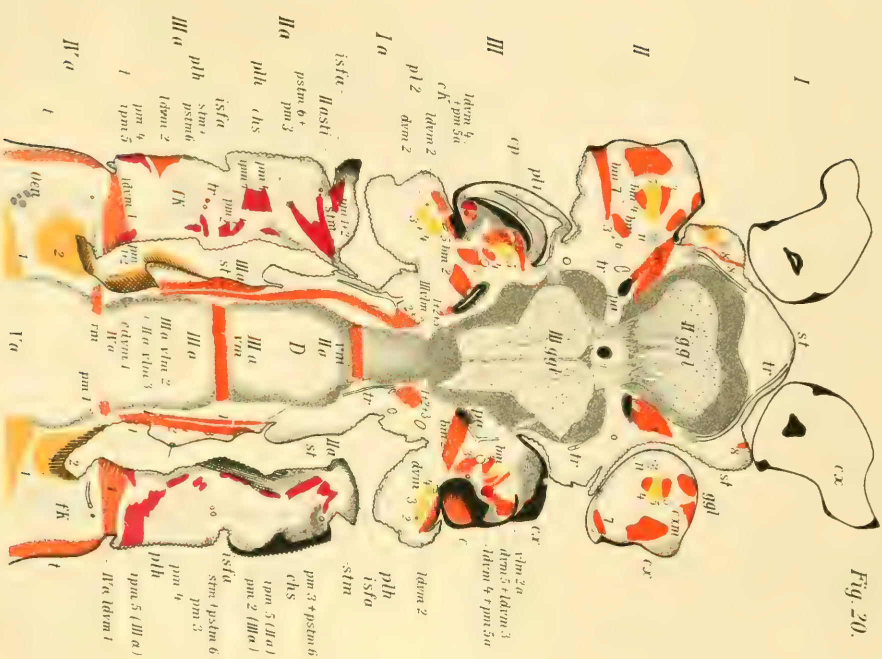

I
II
III
Ia
IIa
IIIa
IVa
Va
II ggl
III ggl
D
st
tr
cx
ggl
cp
pl1
pl2
plh
isfa
IIasti
chs
fK
deg
ldvm 2
dvm 2
pm 3
pm 4
rm
vlm 2a
dvm 3
stm
IVa ldvm 1

Fig. 20.

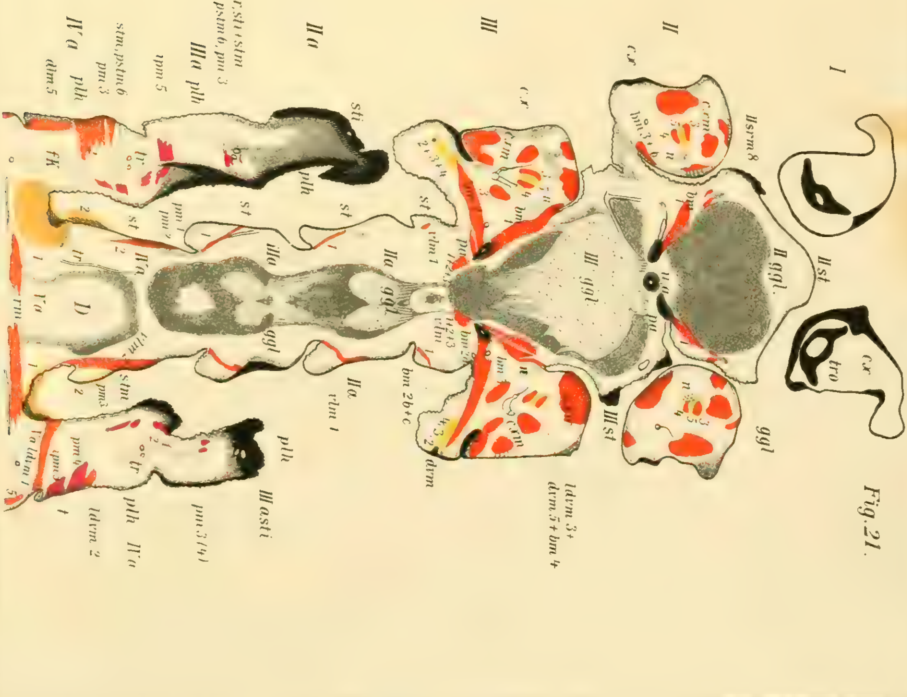

I
II
III
IIa
IIIa
IVa
Va
II ggl
III ggl
IIa ggl
IIst
IIIst
IIsrm 8
cx
tro
ggl
D
st
sti
plh
fK
tr
rm
dvm
ldvm 3+
dvm 5+bm 4
bm 2b+c
vlm 1
IIIasti
pm 3(4)
ldvm 2
tpm 5
dvm 5
pm 3

Fig. 21.

Fig. 22.

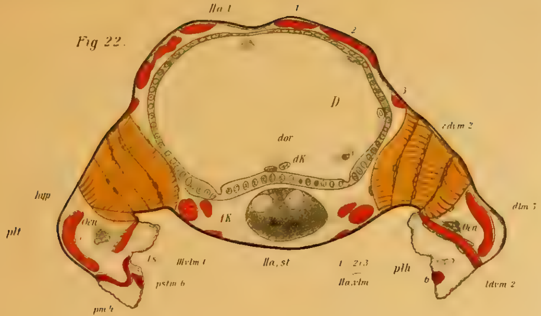

IIa 1
1
2
3
D
dor
dK
fK
hyp
plt
Ocn
Is
IIIvlm 1
IIa, st
1 2 + 3
IIa, vlm
pstm 6
pm 4
plh
6
Ocn
dlm 5
ldvm 2
rdvm 2

Fig. 25.

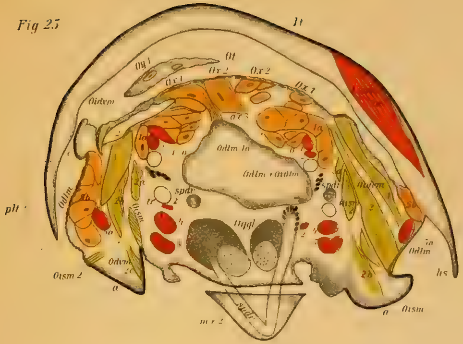

It
Ot
Og 1
Ox 1
Ox 2
Ox 2
Ox 1
Oidvm
Odlm la
Odlm + Odlm
spdr
tr
Oqgl
Odlm
Odvm
Oism
Oism 2
plt
hs
Odlm
Oism
a
a
mr 2
spdr

Fig. 23.

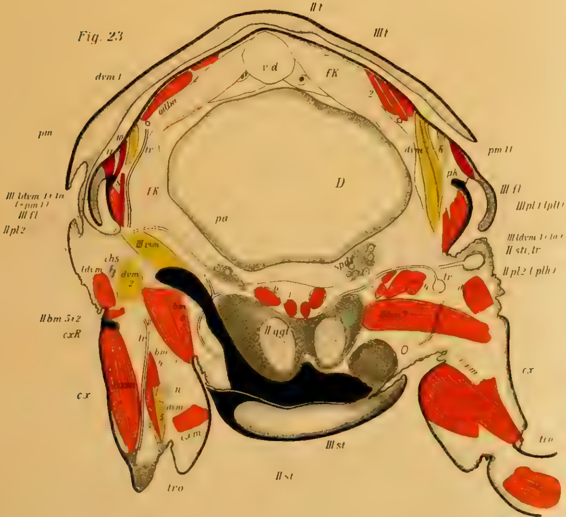
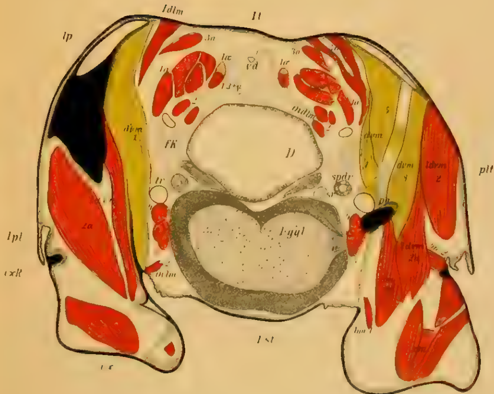
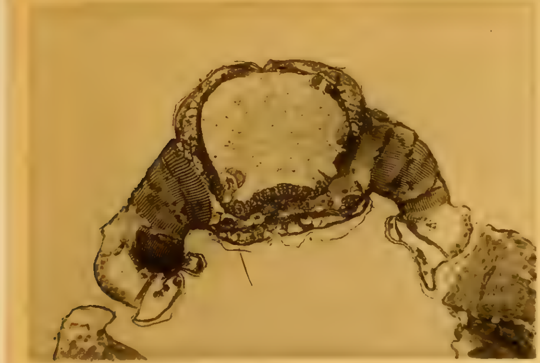

IIt
IIIt
vd
fK
dvm 1
odlm
pm
pm II
tr
dvm
pk
fK
D
pa
III ldvm 1 + la
III fl
III pl 1 (plt)
III fl
II pl 2
III ldvm 1 + la
II sti, tr
II pl 2 (plh)
III ism
chs
ldvm
dvm 2
spdr
bm
II bm 5 + 2
cxR
II qgl
cx
cx
bm
tr
dvm
tro
III st
II st
tro

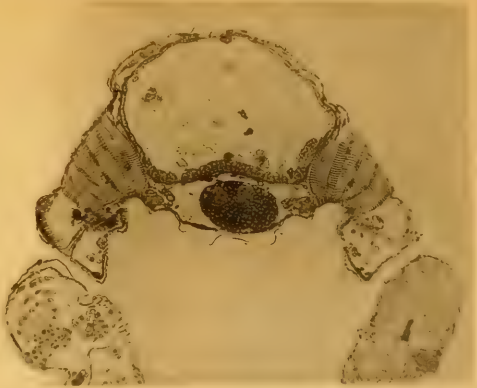
Fig. 24.


Idlm
It
lp
3a
la
vd
la
3a
dvm 1
fK
D
Odlm
dvm
dvm 4
ldvm 2
plt
tr
spdr
I qgl
Ipl
cxR
ldvm 2a
2a
bm 1
Ist
cx

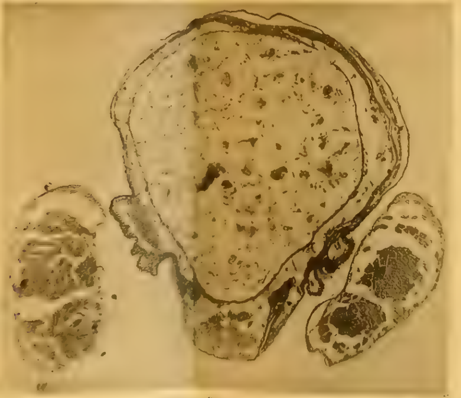
Wilhelm Engelmann



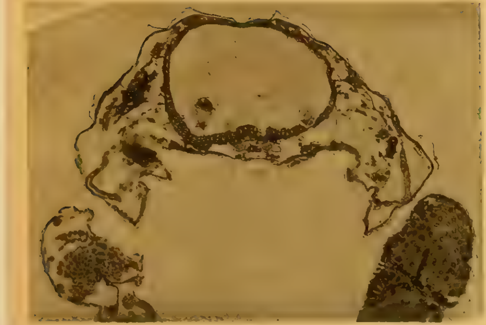
26.



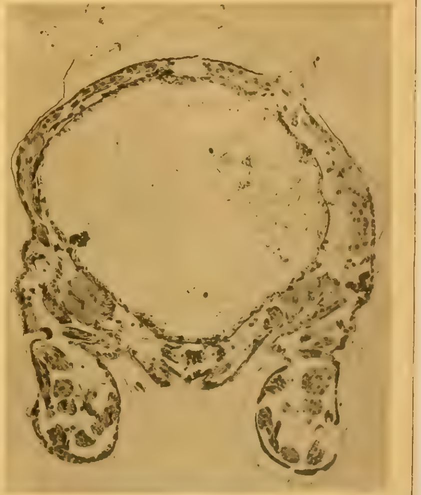
29



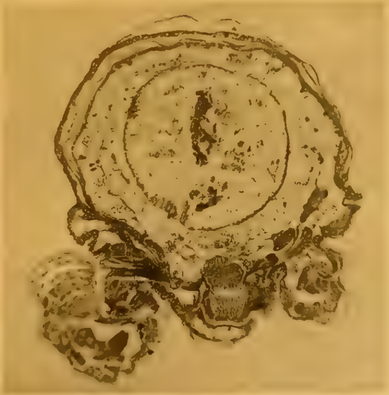
27



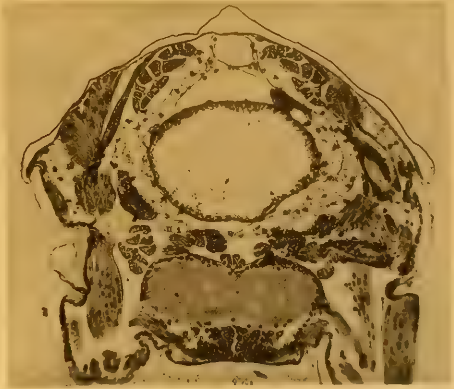
28.



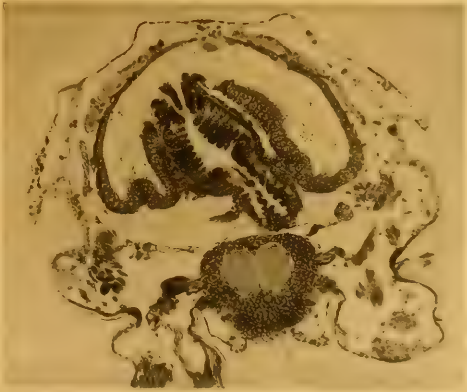
30



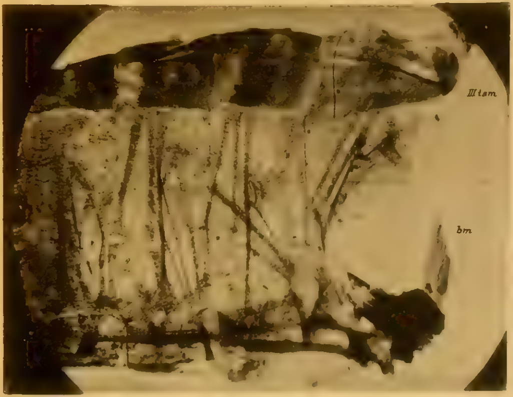
31.



33.



32.



36.

[illegible] Wilhelm Engelmann [illegible]

[illegible]

Fig. 34

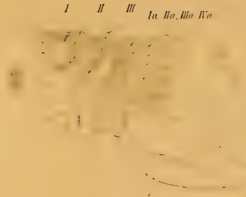

I
II
III
Ia, IIa, IIIa IVa

Fig. 35.

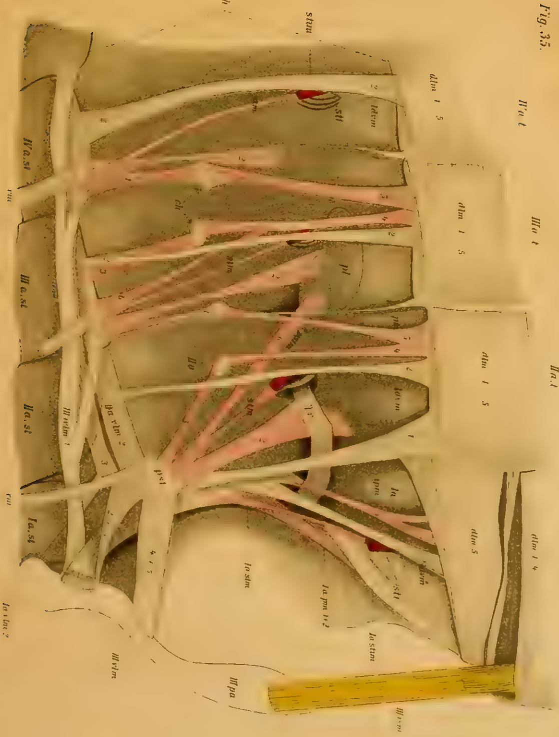
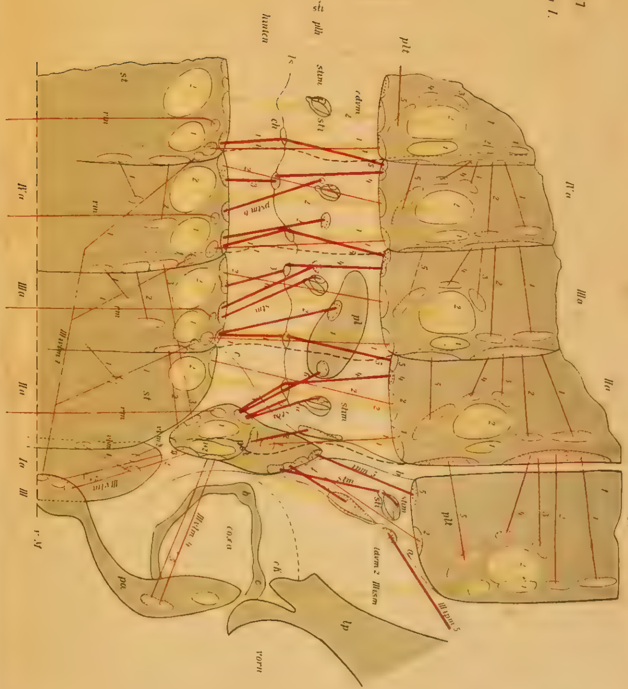

plh
stm
dlm 1 5
IVa t
tdvm
stl
IVa.st
rm
ch
dlm 1 5
IIIa t
pl
stm
IIIa.st
dlm 1 5
IIa t
IIa
stm
IIa.st
III vlm 1
IIa vlm 2
pst
Ia
Ia.st
rm
dlm 5
dlm 1 4
Ia t
Ia stm
Ia pm 1+2
Ia stm
stl
III vlm
III pa

Fig. 37
Schema I.

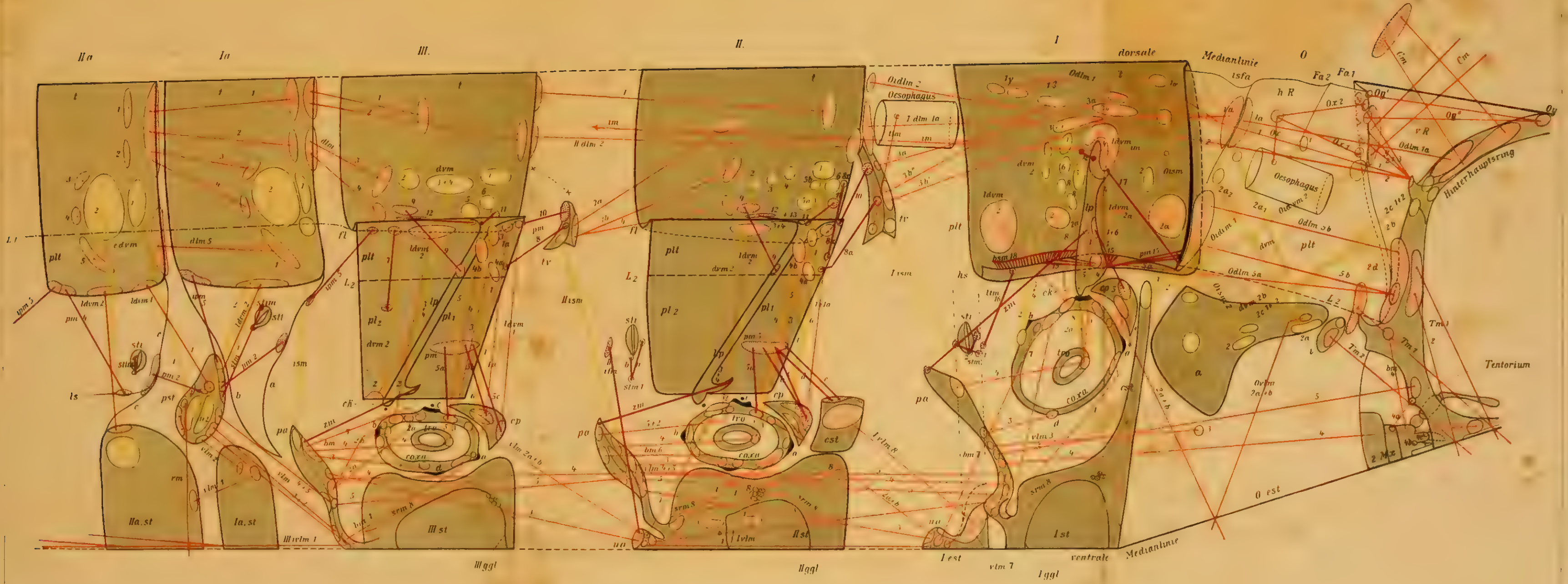

sti
plh
hinten
plt
ls
stm
cdvm 2
sti
ch
st
rm
IVa
pstm 6
rm
IIIa
stm
pl
rm
III vlm 1
IIa
st
rm
Ia
III
r. M
III vlm
III vlm 4
coxa
ch
pa
vorn
tp
stm
stl
tdvm 2 III sm
III tpm 5
plt
IVa
IIIa
IIa
Ia

Wilhelm Engelmann

Fig. 38

Schema II

Morphologisches Schema


IIa
Ia
III.
II.
I
dorsale
Medianlinie
0
Fa 2
Fa 1
Cm
Cm
Og
Og'
Og''
hR
vR
isfa
Ox 2
Ox 1
Odlm 1a
Hinterhauptsring
Oesophagus
Odvm 2
Odlm 2
Oesophagus
I dlm 1a
ltm
tm
II dlm 2
Odlm 1
13
1y
Odlm 5b
Odlm 5a
Oism
Oisal 2
dvm 2b
2c 1+2
2a
2a1
2a2
2b
2d
5b
L2
L1
L2
L2
Tm 1
Tm 2
Tm 1
Tentorium
Ovlm 2a+b
a
2 Mx
4b
0 est
Medianlinie
ventrale
I ggl
vlm 7
I est
I st
srm 8
coxa
tro
ldvm
dvm
plt
pl2
pl1
lp
pm
cp
ck
zm
pa
bm 7
vlm 3
hs
Iism
tr
cst
II st
I vlm
srm 8
bm 6
vlm 2a+b
II ggl
uo
stm 1
stl
tlm
IIism
tv
fl
pm 8
III vlm 1
III st
III ggl
srm 8
bm 1
bm
ism
a
rm
IIa st
Ia st
ls
pst
stlm
stl
ldrm 2
pm 2
pm 4
ldvm 2
ldvm 1
pm 3
edvm
dlm 5
dlm
t
plt

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. [illegible] Jena

5 WHSE 01449

1805